Der Prothorax der Vögel und Säuger.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät

der Friedrich-Alexanders-Universität Erlangen

vorgelegt von

Theodor Funccius

aus Langenberg (Rheinland).

ACAD. LIBRARY BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 28. Oktober 1908.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1909.

218

Sonderabdruck aus »Morpholog. Jahrbuch«. Bd. XXXIX. Heft 3 u. 4.

Meinen lieben Eltern.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549828_0036

I. Der Prothorax der Vögel und Säuger.

Von

Theodor Funccius

aus Langenberg (Rhl.).

Mit Tafel XXI—XXIII und 20 Figuren im Text.

Durch die Vorstudien für den medizinischen Beruf, welche die Beschäftigung mit der Zoologie verlangen, wurde die Freude an der Tierwelt, die ich als kleiner Bursche schon empfunden hatte, neu geweckt und gestärkt. Es wurde mir ein innerliches Bedürfnis, nicht nur im Vorlesungssaale von der reichen Formenwelt der Tiere zu hören, sondern mich durch eigne Arbeit mit diesem Wissenszweige vertraut zu machen. Mein verehrter Lehrer, Herr Prof. Fleischmann, willfahrte meiner Bitte, mir einen Platz im zoologischen Institut zu gewähren; hierfür und für alle Anregungen, die ich durch ihn erhalten, möchte ich auch hier meinen besten Dank aussprechen. Nachdem ich mich allgemein mit zoologischen Übungsaufgaben beschäftigt und in der Technik ausgebildet hatte, veranlaßte mich Herr Prof. Fleischmann, die vorliegende Studie anzufangen. Die Freude an derselben wurde durch die intensive Arbeit mit ihr mehr und mehr gehoben, so daß ich mich entschloß, diese Abhandlung zu Ende zu führen. Ich bin mir bewußt, daß sie keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen darf, wenigstens was die Säugetiere betrifft. Der Grund dafür war, daß das im zoologischen Institut vorrätige Material lückenhaft gewesen ist und trotz aller Bemühungen nicht vervollständigt werden konnte.

Die Technik meiner Untersuchungen wich nicht von dem gewöhnlichen Gange ab. Die Hühner- und Taubenembryonen wurden mit Formalin-Sublimat-Eisessiggemisch konserviert, die jungen Stadien, nachdem die Dotterkugel mit der Keimscheibe für 1—2 Minuten in eine $^1/_2$%ige wässrige Lösung der käuflichen Salpetersäure gelegt

war. Meist wurden die Objekte mit Boraxkarmin durchgefärbt (wenn nötig mit Hämalaun nachgefärbt) und in Paraffin (58° C.) eingebettet.

Unser Augenmerk war darauf gerichtet, eine sehr große Fülle von Keimscheiben zu sammeln, um daraus die passenden, aufeinanderfolgenden Phasen auszuwählen. Alle Embryonen wurden daher vor dem Einbetten, wenn sie in Xylol gebracht waren, sorgfältig mit der Kamera gezeichnet, meist in dorsaler und ventraler Ansicht. Der so festgelegte Gesamthabitus der Embryonen diente uns als Maßstab für die Reihenfolge derselben, da bekanntlich die Bebrütungsstunden ein sehr unsicherer Indikator sind. An den Querschnitten, die meistens 20 μ Dicke hatten, wurde die Stadienbewertung kontrolliert und korrigiert. Nach manchen tastenden Versuchen gelang es, die entscheidenden Stadien mit verhältnismäßig wenig Mühe herauszufinden.

Zur genaueren Untersuchung kamen: 27 Embryonen vom Huhn, 18 Embryonen von der Taube, 33 Embryonen von der Katze.

Außerdem wurden auch ein paar Embryonen von Kanarienvogel, Ente, Star und Maulwurf geschnitten.

I. Die herrschende Lehre.

I. Aus modernen Lehrbüchern.

An die Spitze meines historischen Berichtes setze ich die bündige und klare Fassung, welche R. Bonnet (3) in dem neuesten Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte von der ersten Herzanlage gegeben hat. Bonnet lehrt dort:

Die hufeisenförmigen Schenkel der vorderen Darmpforte wachsen einander entgegen und vertiefen die vordere Darmbucht. Dadurch würden die Schenkel der hufeisenförmigen Parietalhöhle mit den Herzplatten (Material für die Herzwand) und den Endothelzellen ventral verlagert und bis zur Berührung genähert. Dann verwachsen ihre medialen Wände unter Schwund des Entoderms. So werde die Darmrinne in der Richtung von vorn nach hinten geschlossen und die Brustwand gebildet. Eine Zeitlang seien die beiden Herzhälften durch eine aus Entoderm und Mesoderm bestehende Scheidewand getrennt. Nach Schwund derselben verwachsen die ursprünglich getrennten Endothelröhren zum Endothelschlauch, sowie die rinnenförmig gewordenen Herzplatten zum Herzschlauch, so daß das Herz in der einfachen Parietalhöhle liege.

(3, S. 121—126.)

»In der Parietalzone der Keimscheibe bemerkt man rechts und links eine Trübung, den Herzwulst. In demselben entsteht schließlich eine das Kopfende hufeisenförmig umrahmende Spalte, deren aufgetriebene Schenkel bald besonders deutlich sind, die Parietalhöhle. Sie hängt ursprünglich mit dem Cölom nach hinten zusammen. Lateral ist sie durch eine Mesoblastbrücke gegen das Exocöl abgeschlossen (Textfig. 2, 3). In ihrem hinteren Gebiete entsteht das Herz und der Herzbeutel.

Die hufeisenförmige Parietalhöhle müßte bei einem vollkommen in der Fläche der Keimblase gelegenen Embryo in dessen Parietalzone vor dessen

Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

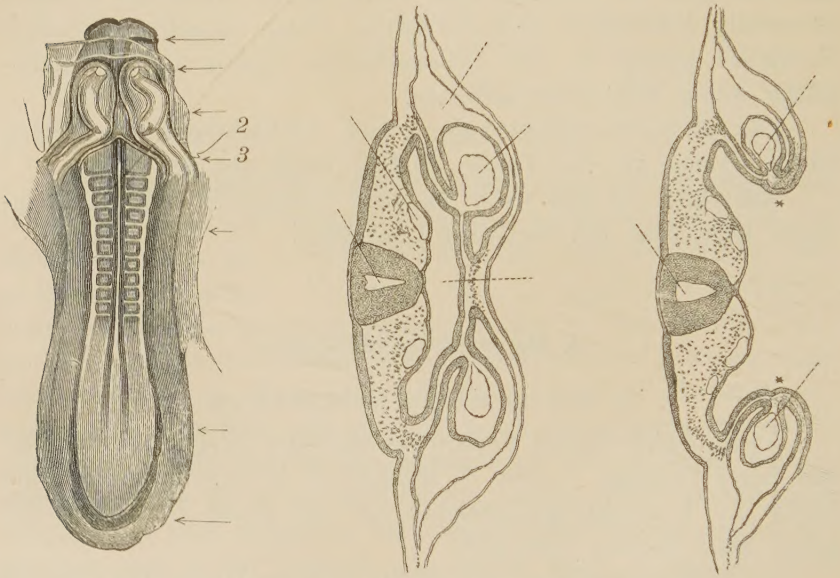


Fig. 1. Kaninchenembryo, 8 d 18 h alt (nach Kölliker). Ventralansicht.
Fig. 2 und 3. Querschnitte durch die Herzanlage und Darmpforte eines Kaninchenembryo, 8 d 18 h alt (nach Schultze).

Kopfende liegen. Durch die zwischen Kopfende und Parietalhöhle einspringende, vordere Begrenzungsfalte wird die Parietalzone aber sehr bald unter den Kopf verlagert. Betrachtet man den Embryo von der Bauchseite, so kann man hinter der Umschlagsstelle der Kopffalte durch die vordere Darmpforte in die vordere Darmbucht sehen. Dieselbe vertieft sich rasch, indem die hufeisenförmigen Schenkel ihrer Begrenzung sich in der ventralen Medianlinie entgegenwachsen.

Es müssen also schließlich die Schenkel der vorderen Darmpforte unter dem Kopfe sich einander nähern und dann miteinander verwachsen. Dadurch werden auch die zuerst rechts und links neben dem Kopfe in der Wand der vorderen Darmpforte gelegenen Schenkel der Parietalhöhlen verlagert und unter dem Kopfe bis zur Berührung genähert (Textfig. 1).

Auch ihre medialen, aus Enteroderm und visceralem Mesoblast bestehenden Wände verwachsen dann unter Schwund des Enteroderms (Textfig. 2) an der Berührungsstelle miteinander in der Richtung von vorn nach hinten. Dadurch wird nicht nur die Brustwand gebildet, sondern im weiteren Verlaufe der Verwachsung auch die Darmrinne in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitend geschlossen.

Noch während die Schenkel der Parietalhöhle lateral vom Kopfe liegen, kann man an ihr ein Dach aus parietalem Mesoblast und einen Boden aus dickerem visceralen Mesoblast, die Herzplatte, unterscheiden. Sie enthält das Material für die Herzwand. Die unter der Herzplatte bemerkbaren Zellen, die Gefäßzellen, schließen sich zur Angiotheltapete des Herzens zusammen.

Die Herzanlage ist also eine paarige, und man erkennt im Querschnitt auch noch während der Verwachsung der Darmfalten zwei Parietalhöhlen nebst den von ihnen umschlossenen rinnenförmigen beiden Herzanlagen und ihren Angiothelschläuchen (Textfig. 2).

Die beide Herzhälften noch trennende Scheidewand besteht dann aus dem Reste der schon in Auflösung begriffenen Enterodermplatten und der in ein oberes und unteres Herzgekröse oder Mesocardium dorsale und ventrale umbiegenden Herzwand.

Nach Schwund dieser Scheidewand vereinigen sich die beiden rinnenförmigen Herzplatten durch Verwachsung zu dem spindelförmigen Herzschlauch. In gleicher Weise bilden die ursprünglich getrennten Angiothelröhren den Angiothelschlauch. Nun liegt nach Schwund des ventralen Mesocardiums das Herz auch in einer einfachen Parietalhöhle.

Aus der flachen Keimscheibe wird durch eine einzige Randfalte der Embryonalkörper erzeugt. Die Teile derselben, nämlich Kopf-, Schwanz- und zwei Seitenfalten wachsen mit ihren Firsten von vorn nach hinten, von links und rechts einander entgegen und verschmelzen. So nähern sie sich endlich in einem kleinen Bezirke, dem hohlen Nabelstück. Zu beiden Seiten der Keimscheibe falten sich die Somatopleuren getrennt von den Splanchnopleuren. Letztere biegen sich zur Darmrinne, später zum Darmrohre zusammen. Die Rumpfplatten rücken ebenfalls gegen die Medianebene und schließen sich nach und nach zu einer Röhre.«

Bonnets Darstellung fußt auf der heute herrschenden Ansicht von den Vorgängen, kraft welcher der geschlossene Embryonalkörper aus der Keimscheibe herausmodelliert wird. Sie ist am klarsten von O. Hertwig (12) vorgetragen. Er beantwortet die Frage: »Wie sich aus den flach ausgebreiteten Blättern des Embryonalbezirks der Wirbeltierkörper mit Kopf- und Schwanzende entwickelt«, mit dem Satze:

Der Körper des Embryos bilde sich durch einen Einfaltungsprozeß, durch welchen die flach ausgebreiteten Blätter zu Röhren zusammengelegt würden.

Die Embryonalanlage des Hühnchens werde von dem exoembryonalen Bezirk durch eine Rinne oder eine einzige Falte abgegrenzt, deren First gegen den Dotter gerichtet sei. Die einzelnen Abschnitte

der Grenzfalte, nämlich die Kopf-, Schwanz- und zwei Seitenfalten vergrößern sich und ihre Umschlagsränder wachsen einander entgegen. So werde endlich ein wurmartiger Embryonalkörper zustande gebracht, der durch einen hohlen Stiel in der Mitte seiner Bauchfläche mit dem außerembryonalen Bezirk der Keimhaut verbunden sei. Ein ähnlicher Faltungsprozeß spiele sich an der Darmplatte ab. Also entstehe aus der Rumpfplatte (Somatopleura) durch Einfaltung das Rumpfrohr oder die Rumpfwand des Körpers, aus der Darmplatte in gleicher Weise das Darmrohr.

(12, S. 263—267).

»Gemäß der schon früher erörterten Regel, nach welcher das vordere Körperende dem hinteren in der Entwicklung vorauseilt, beginnt sich der Kopf am frühesten anzulegen, — beim Hühnchen am Anfang des 2. Bruttages. Der Bezirk der Embryonalanlage, welcher zum Kopf zu werden bestimmt ist, zeichnet sich durch das wichtige Merkmal aus, daß vorn in ihm ebenso wie in einem größeren, nach vorn sich anschließenden Abschnitt der Area pellucida das mittlere Keimblatt fehlt. Das Ectoderm ist zur Hirnplatte verdickt, das Entoderm aus abgeplatteten Zellen zusammengesetzt. Während nun die Hirnplatte sich durch Erhebung der Medullarwülste nach vorn und seitlich besser abgrenzt und zum Hirnrohr sich zusammenzulegen beginnt, wird der Kopfbezirk zugleich noch schärfer durch eine halbmondförmige Rinne abgegrenzt, deren Konkavität nach hinten gerichtet ist. Sie ist als vordere Grenzrinne von His bezeichnet worden. Durch sie ist der mesodermfreie Bezirk der Keimhaut in eine Falte zusammengelegt worden, die ihre Firste nach unten gegen den Dotter gerichtet hat, und pa sie zur Bildung des Kopfes in Beziehung steht, die Kopffalte heißt. Sie vergrößert sich, wobei sich ihre Firste nach hinten richtet, und erzeugt so aus dem vorderen Abschnitt des Embryonalbezirks den Kopfhöcker, der dorsal das mittlerweile geschlossene Hirnrohr und ventral das durch die Einfaltung des Darmdrüsenblattes entstandene Darmrohr einschließt.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständnis der tierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, tue dies mit Hilfe eines leicht herzustellenden Modells.

Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt. Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen, welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach außen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte dadurch veranschaulichen, daß wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen.

In derselben Weise wie das vordere entwickelt sich einige Zeit später auch das hintere Ende des Embryos. Es bildet sich eine hintere Grenzrinne aus, welche wie die vordere halbmondförmig, aber mit ihrer Konkavität nach dem Kopfe zu gerichtet ist, und ebenso entwickelt sich, der Rinne entsprechend

eine Schwanzfalte, die sich mit ihrer Firste nach vorn wendet und der Kopffalte entgegenwächst.

In ähnlicher Weise wie vorn und hinten grenzt sich die Embryonalanlage auch seitlich gegen den außerembryonalen Bezirk ab durch die beiden seitlichen Grenzrinnen. Sie verlieren von vorn nach hinten an Deutlichkeit und verstreichen ganz am Ende der Primitivrinne.

Somit ist jetzt allseitig ein kleiner Teil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen ringgeschlossenen Grenzgraben vom außerembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt.

Im Bereich der seitlichen Grenzrinnen faltet sich die Rumpfplatte getrennt von der Darmplatte ein, da zwischen beiden die Leibeshöhle entstanden ist. Durch Einfaltung der Rumpfplatte an der Stelle, wo bei der Betrachtung von der Oberfläche die Grenzrinnen sichtbar werden, entstehen die Seitenfalten. Sie wachsen anfangs direkt von oben nach abwärts, wodurch die Seitenwand des Rumpfes zustande kommt. Später legen sie sich mit ihren Rändern etwas nach der Medianebene um, rücken dadurch aufeinander zu und schließen sich auf diese Weise nach und nach zu einer Röhre. Durch ihren Umschlag erhält der Rumpf seine ventrale Wand.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten nur am Anfang ihrer Entstehung etwas voneinander gesondert sind, daß sie aber, wenn sie sich deutlich ausprägen, alle ineinander übergehen und so nur Teile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschließt. Indem ihre einzelnen Teile sich vergrößern, wachsen sie mit ihren Umschlagsrändern von vorn und hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schließlich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht. Es kommt so ein kleiner wurmartiger Körper zustande, welcher dem außerembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen breiten Stiel verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten aufeinander zuwachsenden Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom außerembryonalen unterblieben ist.

Auch diese Verhältnisse können wir uns veranschaulichen, wenn wir in dem oben besprochenen Modell das um die Fingerspitzen herumgeschlagene Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand und um die Handwurzel herumfalten und die so künstlich hervorgerufene Ringfalte bis zur Mitte des Handtellers vorschieben. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine glockenförmige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Reste des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang wie der äußerlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprozeß, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Innern des Embryos an dem inneren Keimblatt und dem ihm anliegenden Darmfaserblatt ab, welche beiden wir unter einem Wort als Darmplatte (Splanchnopleura) zusammengefaßt haben.

Indem sich die Darmplatte etwas nach abwärts einbiegt, entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne, die zwischen Kopf- und Beckenkrümmung liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten wird die Rinne immer tiefer und wird endlich dadurch, daß die Faltenränder sich von vorn

von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Rumpfwand zum Rohr geschlossen.

Nur an einer kleinen Stelle wird der Faltungs- und Abschnürungsprozeß nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem außerembryonalen Teil der Darmplatte, welcher den Dotter einschließt, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.«

Ich füge noch die Schilderung hinzu, welche F. Keibel (16) für das große von O. Hertwig herausgegebene Handbuch der Entwicklungslehre geschrieben hat.

(16, S. 169—170.)

»Die Art, wie die Hindernisse, welche ein sehr großer Dotter der Ausgestaltung des Embryos entgegenstellt, überwunden werden, wollen wir nun an einem Beispiel, dem Embryo des Vogels, noch etwas eingehender erörtern; man bezeichnet die wesentlichsten hier in Betracht kommenden Vorgänge gewöhnlich als eine Abschnürung des Embryos vom Dotter.

Der eigentliche Körper des Vogelembryos bildet sich dadurch, daß sich die ursprünglich flach ausgebreiteten Blätter des Keimes einfalten. Dieser Prozeß macht sich bei der Betrachtung von der Fläche durch eine Rinne kenntlich, welche den hellen Fruchthof gegen die eigentliche Embryonalanlage abgrenzt. Die Rinnenbildung beginnt im Kopfgebiet und setzt sich caudal fort, zuletzt wird auch das Schwanzgebiet abgegrenzt. Die so entstandene Rinne ist die Grenzrinne, ein einheitliches Gebilde, an dem man aber einen Kopfteil, zwei Seitenteile und den Schwanzteil unterscheiden mag.

Durch die Grenzrinne ist der kleine Teil des Keimes, der, wenn wir von dem erst sehr spät in den Körper aufgenommenen und dann ganz unbedeutenden Dottersack absehen, allein den Embryo aus sich hervorgehen läßt, wie durch einen ringsgeschlossenen Grenzgraben von dem viel größeren außerembryonalen Bezirk abgegrenzt, der die Eihäute und den Dottersack aus sich entstehen läßt.

In dem Gebiet der Grenzrinne besteht der Keim der Vögel um diese Zeit aus dem Ectoderm, dem Entoderm und dem zwischen diese beiden Blätter eingeschalteten Mesoderm. Das Mesoderm ist aber wieder in zwei Blätter gesondert; in ein parietales Blatt, welches sich dem Ectoblast und in ein viscerales, welches sich dem Entoblast anschließt. Zwischen diesen beiden Mesoblastblättern liegt das Cölom. Auch das Cölom wird durch die einspringende Grenzrinne in ein embryonales und in ein außerembryonales Cölom geschieden. Der Ectoblast und das parietale Blatt des Mesoblastes sind es, durch deren Einfaltung die Grenzrinne entsteht. Man kann an dieser Grenzrinne eine innere, dem embryonalen Bezirk und eine äußere, dem außerembryonalen Bezirk angehörige Wand unterscheiden. Die äußere Wand tritt mit der Amnionbildung in Beziehung, und wir lassen sie hier außer Betracht; die innere Wand, die, wie schon hervorgehoben, aus Ectoblast und dem parietalen, dem Ectoblast eng anliegenden Mesoblast besteht, nennt man die Rumpfplatte (Somatopleura). Man unterscheidet an dieser Rumpfplatte, entsprechend den Regionen der Grenzrinne, eine Kopf-, eine Schwanz- und zwei Seitenfalten, doch stehen diese Teile in unmittelbarem Zusammenhang. Die Seitenfalten der Rumpfplatten stehen zunächst annähernd senkrecht, dann nähern sie sich mit ihren medialen Teilen, sie bilden die Seitenwände und die ventrale Wand des Embryos. Auch

von den Kopf- und von den Schwanzfalten der Rumpfplatten pflegt man gewöhnlich anzugeben, daß sie sich mit ihren unteren Enden, die Kopffalten caudalwärts, die Schwanzfalten cranialwärts, umschlügen und so den Kopf und den Schwanz vom Dotter frei machten. Man muß sich diesen Vorgang jedoch nicht gerade wie das Zusammenschnüren eines Beutels vorstellen. Erstlich nämlich sind die Seitenfalten bei der Bildung der ventralen Körperwand stärker beteiligt als die Kopf- und Schwanzfalten, und so kommt eine mediane Rumpfnaht zustande, zweitens haben Kopf und Schwanz ein sehr beträchtliches Eigenwachstum.

Ein entsprechender Vorgang, wie wir ihn eben an den Rumpfplatten sich abspielen sahen, tritt nun auch an den aus dem visceralen Mesoblast und dem Entoderm gebildeten Darmplatten ein, an denen man wie an den Rumpfplatten einen Kopfteil, einen Schwanzteil und die seitlichen Darmplatten unterscheiden kann. So entsteht mit Kopf und Schwanz eine Kopfdarmhöhle und eine Beckendarmhöhle. — Zunächst sind Kopfdarmhöhle und Beckendarmhöhle nach außen abgeschlossen und haben nur je eine Öffnung gegen den Dotter hin, die Kopfdarmhöhle die vordere Darmpforte, die Beckendarmhöhle die hintere Darmpforte. Dadurch, daß danach die seitlichen Darmfalten hervortreten, entsteht unter der Chorda dorsalis die Darmrinne, welche Kopf- und Beckendarmhöhle miteinander verbindet. Mit dem immer stärkeren Hervortreten der seitlichen Darmfalten wird die Darmrinne tiefer, und schließlich wird der Darm zum Rohre abgeschlossen. Nur an einer kleinen Stelle bleibt dieser Verschluß, wenigstens vorerst, aus, am Darmnabel.«

In andern Lehrbüchern findet man verwandte Ansichten. Schultze (26) spricht zwar von den vier Abschnitten der Grenzringfalte, aber legt doch den Nachdruck auf die ringförmige Einschnürung, mittels welcher aus der zartwandigen Hohlkugel der Keimblase ein länglich abgeplattetes, sanduhrförmiges Embryonalgebilde erzeugt werde, welches durch einen engen Gang am Nabel mit der Blase zusammenhänge.

Kollmann 18, betont sehr scharf die Verwachsung der animalen und vegetativen Röhren der Wirbeltierembryonen aus zwei seitlichen Hälften, nur mit dem Unterschiede, daß das Medullarrohr eine lange Naht habe, während das Darmrohr konzentrisch verwachse und die Bauchplatten den Darm in einigem Abstande umkreisen.

Auch die pathologischen Anatomen sind von der Verwachsungstheorie beherrscht. E. Schwalbe '27 stellt das Verhältnis der Keimscheibe zum Embryo und Erwachsenen in der Weise dar, daß man den Körper des Erwachsenen in der Mittellinie aufgeschnitten und auseinandergeklappt denken soll. In den ersten Stadien lägen also Teile am meisten lateralwärts, die später in der Medianlinie ventral nebeneinander liegen. Für die unpaaren Organe, die ventral in der Medianlinie liegen, sei daher schon aus dieser Er-

wägung eine paarige früheste Anlage wahrscheinlich. Eine solche paarige Anlage zeige das Herz. Die Verwachsung beider Herzhälften tritt sehr früh ein, beim Menschen habe man das Stadium der doppelten Herzanlage noch nicht beobachtet, dürfe aber wohl schließen — gerade auch nach teratologischen Erfahrungen —, daß ein solches Stadium existiert. In eine viel spätere Embryonalperiode falle die »Verwachsung«, das ist der Schluß der Bauchdecken, der letzte Schluß am Nabel sogar erst postembryonal. Die Bauchspalte beruhe auf dem Ausbleiben der Vereinigung der vorderen Bauchwand in der normalen Schlußlinie. Ähnliches lasse sich von der Darmspalte aussagen.

In richtiger Konsequenz seiner Auffassung der Embryonalbildung durch Abfaltung vom Dottersack stellt O. Hertwig (12) die Herzanlage des Vogels und die folgenden Phasen ihrer Ausgestaltung als einen Vorgang ventraler Verschiebung und Verschmelzung dar. Seine Schilderung harmoniert in allen wesentlichen Punkten mit der Beschreibung von R. Bonnet (3), obwohl letzterer die Ereignisse bei Säugetieren im Auge hat.

An den Firsten der einander entgegenwachsenden Darmfalten liegen die Herzendothelschläuche, deren Vergrößerung das viscerale Mesoderm auftreibt, so daß flache Wülste in die Leibeshöhle einragen. Wenn die Firsten der Darmfalten sich median treffen, seien die beiden Herzschläuche nahe aneinandergerückt. Durch die Verschmelzung entstehe die Kopfdarmhöhle, unter ihr der einfache Herzschlauch mit der muskulösen Herzwand und dem Endocard.

(12, S. 601—604.)

»Beim Hühnchen lassen sich die ersten Spuren der Herzanlage schon frühzeitig bei Embryonen mit vier bis sechs Ursegmenten nachweisen. Sie erscheinen hier zu einer Zeit, wo die verschiedenen Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, zu einer Zeit, wo erst der vordere Teil der embryonalen Anlage sich als kleiner Kopfhöcker abzusetzen beginnt und die Kopfdarmhöhle noch in der ersten Entwicklung begriffen ist. Wie schon früher hervorgehoben, entwickelt sich die Darmhöhle beim Hühnchen dadurch, daß sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher, so bemerkt man, daß an ihnen das viscerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus größeren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In ihm liegen einige isolierte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle, umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergrößern sich die beiden Endothelschläuche und treiben den verdickten Teil des visceralen Mittel-

blattes vor sich her, so daß er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in den angrenzenden Teil der Leibeshöhle, oder wie man auch hier sagen kann, in den primitiven Herzbeutel bildet. Dieser ist also auch wie das Herz selbst bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere paarig angelegt und dehnt sich nach vorn in der Embryonalanlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus.

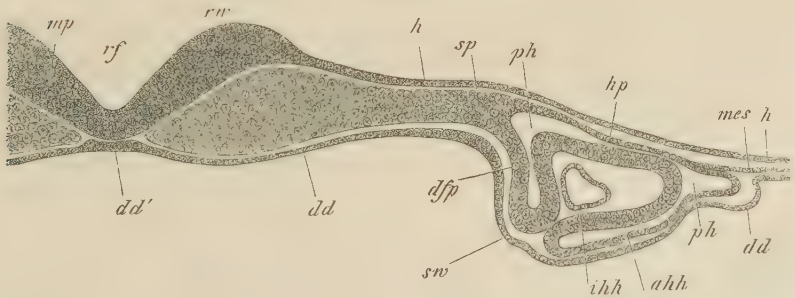
Bei älteren Embryonen haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzschläuche mit ihrem primitiven Herzbeutel nahe aneinander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprozeß zwischen den entsprechenden Teilen der beiden Darmfalten ein.

Fig. 4.

Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryos von 8 Tagen und 14 Stunden, mit den angrenzenden Teilen des Blastoderm (nach Kölliker). Vergr. 48/1. *hh'* Anlage des Herzens; *sr* Schlundrinne.

Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter untereinander. Auf diese Weise entsteht unter der Chorda dorsalis die Kopfdarmhöhle, das sie auskleidende Epithel löst sich darauf vom übrigen Teile des Darmdrüsenblattes ab, welcher dem Dotter aufgelagert bleibt und zum Dottersack wird. Unter der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so daß ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigne Endothelwand voneinander getrennt werden. Durch Einreißen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch hervor. Er wird nach der Leibeshöhle oder dem primitiven Herzbeutel zu vom visceralen Mittelblatt überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch größere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmuskulatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endocard wird.

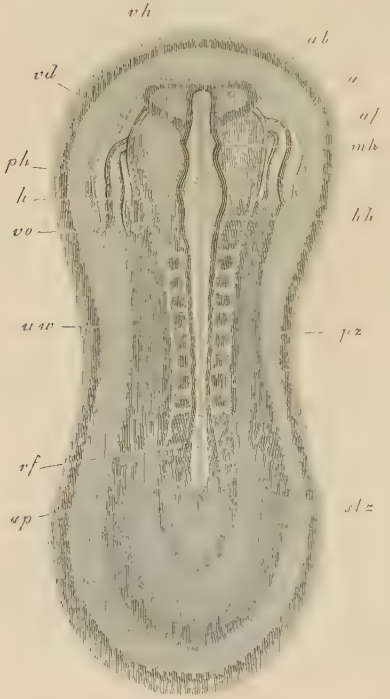
Fig. 5.



Ein Teil der vorigen Figur (nach Kölliker). Vergr. 152/1. *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* scheinbare Verdickung des Darmdrüsenblattes, aus der Chorda und einem Teil des Entoderm bestehend. *dfp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äußere Herzhaut *ahh*; *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr); *h* Hornblatt; *hp* Hautplatte; *mes* mittleres, ungeteiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage; *mp* Medullarplatte; *ph* Parietalhöhle; *rf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Teil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht, auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Teil als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühnerembryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und Sförmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Fig. 6.



Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden und 3,65 mm Länge. Vergr. 21/1 (nach. Kölliker). *a* Aortenende des Herzens; *ab* Anlage der Augenblasen; *af* vordere Außenfalte; *ap* Area pellucida; *h* Herzkammer; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *ph* Parietalhöhle; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *stz* Stammzone; *uw* Urwirbel; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *vh* Vorderhirn; *vo* Vena omphalo-mesenterica.

Ähnliche Befunde liefern Durchschnitte durch 8 und 9 Tage alte Kaninchenembryonen. Bei ihnen sind die paarigen Anlagen des Herzens sogar noch früher und deutlicher entwickelt als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. Auf dem Durchschnitt (Textfig. 5) sieht man in einem kleinen Bezirk in einiger Entfernung von der Medianebene die Darmplatte von der Rumpfplatte durch einen kleinen Spaltraum (*ph*) getrennt, welcher das vordere Ende der Leibeshöhle oder der primitive Herzbeutel ist. An dieser Stelle ist das viscerale Mittelblatt (*ahh*) vom Darmdrüsenblatt (*sw*) etwas abgehoben, so daß es einen Vorsprung in die Leibeshöhle (*ph*) bedingt. Hier entwickelt sich zwischen beiden Blättern ein kleiner Hohlraum, der von einer Endothelmembran (*ihh*) umgeben ist, das primitive Herzsäckchen. Bei ihrem ersten Auftreten liegen die beiden Herzhälften sehr weit auseinander. Sie sind sowohl auf dem bei sehr geringer Vergrößerung gezeichneten Querschnitt (Textfig. 4), als auch auf dem Flächenbild eines Kaninchenembryos (Textfig. 6) an der mit *h* bezeichneten Stelle zu sehen. Später rücken sie in derselben Weise wie beim Hühnchen durch Einfaltung der Darmplatten zusammen und kommen an die untere Seite der Kopfdarmhöhle zu liegen, wo sie verschmelzen und durch ein dorsales und ventrales Gekröse oben und unten vorübergehend befestigt sind.«

II. Die Schöpfer der modernen Lehre.

Die eben referierte Darstellung der modernen Lehrbücher ruht auf den Arbeiten von W. His (13), welcher 1868 und 1873 seine Untersuchungen über die Keimesgeschichte des Hühnchens veröffentlicht hatte. Er war auf Grund vieler Schnittserien durch Keimscheiben gegen die Meinung von K. E. von Baer (2) aufgetreten, daß die Bildung des Embryos als Folge einer ringförmigen Abschnürung zu betrachten sei, und meinte, eine richtigere Vorstellung gewähre der Vergleich mit der Faltung eines Briefes, wenn man nur die Einschränkung mache, daß die Umschlag-ränder nicht gestreckt, sondern gebogen verlaufen. Darum unterscheidet er an der Keimscheibe zwei transversale und zwei longitudinale Keimfalten. Sie schlagen unter dem Stammteile des Keimes zusammen, erst die vorderen, später die seitlichen und hinteren. Am Kopfteile begegnen sich die beiden Falten des vegetativen Teiles der Parietalhöhle in der Mittellinie und verwachsen von vorn nach hinten. Dadurch bilde sich die allmählich verlängerte Röhre des Vorderdarmes. Dann werde der Zusammenhang zwischen den oberen Schenkeln der parietalen Falten des vegetativen Blattes, welches zur Bildung der vorderen Darmwand verwendet wurde, und den unteren Schenkeln gelöst. Den abwärts geneigten Parietalfalten des vegetativen Blattes folgen die durch eine Spalte (Cölom) getrennten animalen Muskelplatten, begegnen sich ebenfalls in der Mittelebene und verschmelzen. Der verschmolzene Teil bilde eine Zeitlang eine vorläufige Scheidewand (Gekröseplatte zwischen den beiden seitlichen Parietalhöhlen, welcher später einreiße. An den Muskelplatten bilde sich die Anlage der muskulösen Herzwand als zwei seitliche, in jede Parietalhöhle einragende Rinnen. Letztere fließen unter dem Vorderdarme zu einem weiten Raume zusammen, der eine röhrenförmige, aus platten Zellen bestehende Einlage, das Endocard, enthalte.

Die einschlägigen Stellen lauten:

(13 b, S. 44, 45.)

An den Keimscheiben treten vier Falten auf, zwei longitudinale, zur Längsachse symmetrische Falten und zwei transversale Faltensysteme. Die Falten entwickeln sich in den höheren Schichten mehr als in den tieferen, am beträchtlichsten im oberen Grenzblatte (Ectoderm), weit weniger in der oberen Muskelplatte (somat. Mesoderm), noch weniger in den unteren (splanchn. Mesoderm) und am wenigsten im Darmdrüsenblatt (Entoderm).

His bezeichnet den mittleren Abschnitt der Keimzone als Stammzone, den peripheren Abschnitt als Parietalzone und die aus Ectoderm und somatischem

Mesoderm bestehende Schicht der Parietalzone als Bauchplatte. Die parietale Bauchplatte bildet ursprünglich vier Bergfalten; diese schlagen sich weiterhin unter den Stammteil des Keimes, zuerst die vorderen, später die seitlichen und die hinteren.

Die Umlegung der parietalen Falten liegt der Abschnürung des Embryos zugrunde. v. Baer vergleicht diesen Vorgang mit der ringförmigen Abschnürung, welche sich an einem, mit verschiebbarem Inhalt versehenen Sack durch Umfassen mit der Hand oder mit einem Bindfaden erzeugen läßt. Dies setzt voraus, daß eine ringförmige oder eiförmige Zone an der Übergangsstelle von der Leibeswand zur Amnionplatte im Wachstum zurückbleibe oder geradezu sich verkleinere. Es ist dies eine Auffassung, welche stillschweigend von den meisten seitherigen Forschern scheint angenommen worden zu sein; das Bild, das man indes dadurch vom Abschnürungsvorgang erhält, ist ein ungenaues. Eine richtigere Vorstellung gewährt der Vergleich mit der Faltung eines Briefes. Dabei ist nur hervorzuheben, daß bei dem sich abschnürenden Embryo die Umschlagsränder nicht gestreckt verlaufen wie beim Brief, sondern gebogen, indem der Stammteil nach vorn sowohl als nach hinten die Seitenteile der Umschlagslinie überragt.

S. 78.

Gegen das Ende des 4. Stadiums bildet der Mittelteil der umgelegten vorderen Keimfalte einen nach vorn und nach den beiden Seiten scharf sich abzeichnenden rundlichen Vorsprung, das Kopfende. Er umfaßt eine Höhle, das vorderste Ende des Vorder- oder Kopfdarmes, welche vorn und zu beiden Seiten geschlossen ist, während sie sich nach hinten breit öffnet.

S. 83.

Der laterale Teil der Parietalzone bildet im 5. Stadium eine nach abwärts konvexe Falte, aus deren oberer Platte die Seitenwand und Vorderwand des Körpers hervorgehen, während ihr unteres Blatt eine Reihe von Eingeweiden liefert, welche vor dem Darm gelegen sind.

S. 83—85.

Im Kopfteil der Parietalfalte entsteht durch die früher besprochene Flächenspaltung der animalen Muskelplatte eine flache Höhle, die Parietalhöhle.

Der vegetative Teil der Parietalhöhle eilt im Kopfteil des Keimes dem animalen weit voraus, bald begegnen sich die beiden Falten in der Mittelebene und verwachsen nun miteinander. Dieses Zusammentreffen mit nachfolgender Verwachsung erfolgt zuerst vorn und schreitet von da nach rückwärts allmählich fort.

Es bildet sich durch diesen Schluß eine mehr und mehr sich verlängernde Röhre, der hintere Abschnitt des Vorderdarmes, der nach hinten offen ist, während er nach vorn an den Hohlraum sich anschließt, welcher in der umgelegten Kuppe der vorderen Keimfalte gelegen ist. — Mit Ausnahme des vordersten, im umgelegten Teil der vorderen Keimfalte gelegenen Stückes entsteht sonach der gesamte Vorderdarm durch einen von vorn nach hinten fortschreitenden Lateralschluß. — —

Nachdem einmal die beiden Parietalfalten des vegetativen Blattes in der Mittelebene zusammengetroffen sind und ihre Verbindung bewerkstelligt haben, so löst sich rasch der Zusammenhang zwischen den zur Bildung der vorderen Darmwand verwendeten oberen Faltenschenkeln und den unteren. Ihre Ver-

bindung ist jeweilen noch an einigen, dem Darmeingang zunächst liegenden Querschnitten zu sehen. Sie zeigt sich als ein in der Mitte verschmälerter Strang. Ein ferneres Zwischenstadium, welches ich zuweilen getroffen habe, ist ein von unten nach oben gehender, in einem feinen Faden auslaufender Substanzconus. — —

Dieselbe Begegnung wie zwischen den vegetativen Parietalfalten findet zwischen den unteren der animalen Muskelplatte statt. —

Zwischen dem unteren animalen Muskelblatt und dem vegetativen Blatt bildet sich eine Spalte als Vorläufer der Herzhöhle. Wenn nun die Parietalfalten des vegetativen Blattes nach abwärts sich neigen und in der Mittelebene zusammentreten, so folgen ihnen die Muskelplatten. Auch diese begegnen sich in der Mittelebene und sie lassen nun zwischen sich und der Wand des Vorderdarmes eine Höhlung frei, die Höhle des Herzens.

Der zuerst gebildete Teil des Herzens liegt dem Vorderdarm dicht an und er besteht aus zwei untereinander zusammenhängenden Rinnen, welche seitwärts von der Mittelebene gelegen sind. Eine selbständige Wand besitzt die Höhle bloß an ihrer unteren Seite, oben wird sie von der Darmwand begrenzt. Bald vergrößert sie sich dadurch, daß die beiden Seitenrinnen zu einem weiteren Raum zusammenfließen. Weiter hinten rücken sich die oberen Ränder der Seitenwand näher und es verengt sich dadurch der Raum, längs dessen das Herz unmittelbar durch den Darm geschlossen wird. Schließlich emanzipiert sich das Rohr derart, daß es nur noch durch ein schmales, zweiblätteriges Gekröse mit dem Darm in Verbindung bleibt. —

Die Herzhöhlen sowohl als das Mesocardium erhalten eine röhrenförmige, aus abgeplatteten Zellen bestehende Einlage, aus welcher das Endocardium und das Gefäßendothel hervorgehen. —

Die Verbindung der primitiven Herzanlage mit der unteren Fortsetzung der muskulösen Parietalfalte erhält sich etwas länger als diejenige des Darmes mit dem zugehörigen Blatte. Es setzt sich während des ganzen 5. Stadiums die Herzwand in eine zweiblätterige, in der Medianebene liegende, dünne Platte fort, die man vielleicht am passendsten als unteres Mesocardium bezeichnen kann. Das vordere Mesocardium bildet, wie man leicht sieht, eine vorläufige Scheidewand zwischen den beiden seitlichen Parietalhöhlen. Erst am Schlusse des 5. oder im Beginn des 6. Stadiums zerreißt die Scheidewand und es treten nun die beiden Parietalhöhlen in Verbindung miteinander.

(13 c, S. 20—21.)

Was im Körper rechts liegen soll, liegt auch in der Keimscheibe rechts und umgekehrt, dagegen fehlt noch der Gegensatz einer ventral- und einer dorsalwärts gerichteten Fläche. Von den in der Folge ventralwärts sehenden Teilen liegen einige vorn, andere seitlich und wieder andere hinter den Anlagen der dorsalen Körperteile, und sie richten sämtlich ihre freien Flächen nach aufwärts. Der Weg, auf welchem die ventralen Anlagen in die ihnen zukommende Lage übergeführt werden, ist ein sehr einfacher. Es erheben sich auf der Grenze zwischen ihnen und den dorsalen Anlagen vier Falten, die Keimfalten, wie wir sie nennen wollen: eine vordere, zwei seitliche und eine hintere. Nachdem die Falten eine gewisse Ausbildung erreicht haben, legen sich ihre Firsten um, und es kommt nun der eine dorsale Faltenschenkel über den andern ventralen zu liegen. Dieser hinwiederum liegt über einem dritten Schenkel, von dem er durch eine rinnenförmige Biegung, die Grenzrinne, abgesetzt ist. Die früher flach aus-

gebreiteten Teile sind somit jetzt Sförmig zusammengebogen. Der gegen die Oberfläche konvexe Keimfaltenfirst und die konkave Grenzrinne sind die beiden Biegungen des S. Seine drei Schenkel sind der dorsale, der ventrale und das Übergangsstück. Übergangsstück können wir nämlich den tiefstliegenden Schenkel nennen, weil er den Übergang zu dem außerembryonalen Abschnitt der Keimhaut bildet. Vorläufig magst Du die Rinnen als Grenze embryonaler und außerembryonaler Strecken ansehen und die Modifikationen, welche diese Regel stellenweise erleidet, unbeachtet lassen.

Die ventralen Schenkel der beiden seitlichen Keimfalten treffen mit der Zeit in der Mittellinie zusammen und verwachsen in einer langgestreckten Naht. Der ventrale Schenkel der vorderen und derjenige der hinteren Keimfalte wachsen sich nicht entgegen, sie bleiben dauernd durch einen weiten Abstand voneinander getrennt. Die vordere Grenzrinne entspricht dem späteren Boden der Mundhöhle, in die hintere Grenzrinne fällt der Ort für die Schwanzspitze.

(13 c, S. 69—73.)

Die Bildung des Herzens hängt in inniger Weise mit derjenigen des Vorderdarmes zusammen. Der Vorderdarm schließt sich durch das mediane Zusammenwachsen der zwei seitlichen Falten des Darmdrüsenblattes. Nachdem die beiden Falten sich erreicht und vereinigt haben, isoliert sich die neugebildete untere Wand des Vorderdarmes. Mit den zwei Falten des Darmdrüsenblattes bewegen sich gleichläufig die unteren animalen Platten und unter dem sich schließenden Vorderdarm begegnen sich, der Zeit nach etwas später, auch sie. Würden die Muskelplatten dem Darmdrüsenblatt durchweg genau anliegen, so würde der Vorderdarm zwar eine muskulöse Wand bekommen, ein Herz indes käme dabei nicht zustande. Die Bildung des letzteren ist davon abhängig, daß jederseits die Muskelplatte, breiter als das zugehörige Darmdrüsenblatt, von diesem sich faltenartig abhebt. Die der inneren Faltenfläche entsprechende Rinne der Muskelplatte ist die erste Andeutung eines Herzraumes, die Wand der Faltenrinne wird zum Muskelschlauche des Herzens.

Die Art und Weise, wie sich die beiderseitigen Rinnen zueinander und zum Vorderdarm verhalten, ist nicht in der ganzen Länge der Herzanlage dieselbe. In dem zuerst sich anlegenden vorderen Herzdrittel kehren die Rinnen ihre Konvexität nach abwärts, ihre offene Seite nach aufwärts, letztere wird von oben durch die Wand des Vorderdarmes, d. h. durch das Darmdrüsenblatt geschlossen oder richtiger gedeckt. Im mittleren Herzdrittel kehren beide Rinnen ihre Höhlung der Medianebene, somit einander gegenseitig zu. Der ursprünglich dazwischenliegende vertikale Teil des Darmdrüsenblattes wird binnen kurzem durchrissen. —

Gleich nachdem das Herz in seiner ganzen Länge angelegt ist, lassen sich, dem Gesagten zu Folge, drei Abteilungen unterscheiden, die drei späteren Hauptabteilungen entsprechen, es sind dies der Bulbusteil, der Ventrikelteil und der Vorhofsteil. Von diesen dreien ist nur die mittlere Abteilung von Anbeginn an einfach. Die vordere und die hintere Abteilung sind gabelig gespalten, und nur nachträglich rücken deren Seitenschenkel in der Medianebene zusammen und schließen sich mehr und mehr zu einem selbständigen Rohr mit ringsumgreifender Muskelwand. —

Nach der Art seiner Entstehung muß das Herz sowohl nach oben als nach abwärts mit einer medianen Platte, einer Gekröseplatte, wie wir sie nennen können, versehen sein. Das obere Herzgekröse fehlt im Bulbusteil und ent-

wickelt sich hier später. Im Ventrikelteil ist es von Anfang an vorhanden, reißt aber frühzeitig durch, im Vorhofsteil bleibt es kurz. — Das untere Gekröse ist im Bulbusteil gut ausgebildet und verliert sich schon im Ventrikelteil, es ist von sehr vorübergehender Existenz. Vom oberen Gekröse erhält sich ein Rest im Bulbus- und im Vorhofsteil, dort ist er der Träger der aus dem Bulbus hervorgehenden Arterien, und hier wird er zum Leitband für die in den Vorhof einmündenden Venen.

Das Herz ist ursprünglich gestreckt und symmetrisch gestellt; so bleibt es aber nicht lange, es biegt sich mit seinem freiwerdenden Ventrikelteil zur Seite (nach rechts). —

Der Schlauch, dessen erste Bildungsgeschichte ich Dir soeben beschrieben habe, ist die Muskelwand des Herzens, er ist nicht unmittelbar zur Aufnahme des Blutes bestimmt. In seinem Innern bildet sich aus parablastischen Anlagen jederseits eine Gefäßröhre vom Bau der Aorten oder anderer primitiver Gefäße. Beide Röhren verschmelzen zuerst im Ventrikelteil miteinander und ihr Inneres wird in der Folge vom roten Blut durchströmt. Zwischen diesen Endocardialröhren, wie wir sie nennen wollen, und der Muskelwand bleibt ein ziemlich breiter Zwischenraum, nur von klarer Flüssigkeit erfüllt, übrig. Später verliert sich dieser Raum mehr und mehr dadurch, daß die Wandungen des muskulösen und des endocardialen Herzschlauches sich entgegenwachsen und teilweise durchdringen.«

His ist seiner Auffassung immer treu geblieben und hat durch seine Autorität alle Fach- und Zeitgenossen in den Bann derselben gezwungen. Im Jahre 1881 (13 d) wiederholt er die Kerngedanken der Verwachsungstheorie mit prägnanten Sätzen:

Die Parietalhöhle gehöre ursprünglich dem Hinterkopfe an, sie beherberge das Herz. Ihre erste Anlage seien zwei im Seitengebiete des Herzens liegende, getrennte Spalten. Nach erfolgtem Schluß von Vorderdarm und Herz vereinigen diese sich zu einer weiten, vor dem Vorderdarm liegenden Querhöhle. Auch die Rumpfhöhle bestehe anfangs aus zwei getrennten Spalten, welche nach Schluß des Darmrohres im größeren Teil ihrer Länge sich vereinigen.

Die Herzanlage entstehe, wie Hensen am Kaninchen nachgewiesen habe, jederseits als longitudinale Falte der unteren Schicht des parietalen Mesoderms. Jede Falte umschließe die eine Hälfte der Herzhöhle und die Bildung des geschlossenen Schlauches geschehe durch mediane Begegnung der beiden Längsfalten und durch Verwachsung ihrer Ränder.

Die His'sche Darstellung verdrängte durch einleuchtende Ausführlichkeit und scheinbare Exaktheit die damaligen Ansichten. Eigentlich kann man gar nicht von einer bestimmten Lehre jener Zeit sprechen, weil außer einigen Bemerkungen von Remak (25) die Herzentwicklung nicht untersucht worden war. Aber mangels

Spezialarbeiten und der notwendigen Technik war man gezwungen, auf Remak zurückzugehen. Indem A. Kölliker dessen Meinung in die erste Auflage seiner Entwicklungsgeschichte (17 a) aufnahm, trug er zur Popularisierung derselben bei. Die Frage, wie der Embryo aus der Keimscheibe abgeschnürt wird, scheint nicht eingehend erörtert worden zu sein. Wenigstens geht Kölliker ziemlich rasch darüber hinweg. Er sagt:

17 a (S. 50—51).

»An der Bauchfläche der Embryonalanlage wandelt sich das innere Keimblatt nach und nach zum Epithelialrohr des Darmes um, und dieses wird von den Seitenplatten des mittleren Keimblattes sowie der Hirnplatte umschlossen. Die Seitenplatten aber wuchern am Bauche nicht bloß von rechts und von links, sondern auch von vorn und hinten her, mithin von allen Seiten nach unten; ihr Vorrücken geschieht konzentrisch, jedoch stärker von vornher, und die endliche Vereinigung hat in einem Punkte, dem Nabel statt. Hier gibt es daher keine mittlere Naht, sondern nur Vereinigungspunkte, und zwar finden sich solche an allen drei Keimblättern, die an der Bildung der Bauch- und Darmwand beteiligt sind.

17 a (S. 53 und 86—87).

In der vorderen Wand der Kopfdarmhöhle beginnt, ausgehend vom Rande des vorderen Darmeinganges, im Bereiche des mittleren Keimblattes ein Spaltungsprozeß, der in der Längsrichtung nach und nach über die ganze hintere Hälfte der genannten Wand und seitlich soweit sich erstreckt, als die Seitenplatten reichen. So entsteht an der Kopfdarmhöhle ein Gegensatz zwischen einem vorderen Teile, der Schlundhöhle, in welchen die Seitenplatten eingespalten sind und einem hinteren Teile, der die Anlage des übrigen Vorderdarmes und vor derselben die erwähnte Spaltungslücke enthält, die nichts anderes ist als die Höhle, in der das Herz sich aus der Darmfaserplatte der Vorderdarmwand, anfänglich als ein solider gerader Zellenstrang bildet, in dessen Innern erst nachträglich eine Höhle entsteht. Nach und nach trennt sich die Herzanlage vom Vorderdarm, bis am Ende das Herz ganz frei in der Herzhöhle liegt und nur durch die beiden Venen und Arterien befestigt ist.

Lindes (19) hat diese Angaben nur mit etwas andern Worten 1865 wiederholt. Afanassiew (1) opponierte dagegen, daß das Herz und die erste Gefäßanlage aus soliden Strängen entstünde, deren Inneres sich verflüssige. Er machte zuerst mit großer Mühe einige Längs- und Querschnitte durch den Cardialstrang (1, Fig. 1, 2, ungefähr meiner Fig. 30 Taf. XXII entsprechend) und bildete sich auf Grund derselben folgende Ansicht über die Herzentwicklung. Zuerst entstehe die seröse Herzhöhle, ein Zwischenraum an der unteren Wand der Kopfdarmhöhle, indem das Ectoderm aus der Kopfkappe herausgezogen werde. Das Faserblatt an der vorderen Wand der Kopfdarmhöhle werde hierauf gespalten in eine dicke Platte, aus der

sich die eigentliche Muskelwand des Herzens bilde, und in eine dünne Schicht, welche das Endocard vorstelle.

v. Hensen hatte schon vor His auf der Naturforscherversammlung in Frankfurt 1867 ausgesprochen, daß der Herzschlauch sich aus zwei bilateral symmetrischen Abschnitten herausbilde. Doch wurde damals nur eine kurze, etwas ungenaue Mitteilung im Tageblatt der Frankfurter Versammlung (11 a, S. 73) gedruckt:

»Bei Kaninchenembryonen sieht man gleich nach der Entstehung des ersten Urwirbels in den Seitenplatten der mittleren Keimhaut einen Wulst rechts und links entstehen, der in seinem Centrum zerklüftet und damit einen Spalt erhält. Unterhalb dieser Verdickungen an der Grenze gegen das untere Keimblatt wuchern die Zellen und bilden jederseits ein Rohr mit innerer Höhle. Die beiden epithelialen Gefäßröhren entwickeln sich aufwärts, stülpen die untere Wand der Wülste ein und erzeugen dadurch eine Vorragung an der Unterseite der Höhlen dieser Wülste: die erste Anlage des Herzcavums, während die Wülste selbst die Herz- und Pericardialwandungen bilden. Die beiden epithelialen Herzröhren treten einander nahe, verschmelzen und bilden so das Herz.«

Gelegentlich eines Referates im Archiv für Ohrenheilkunde (11 b) gab Hensen 6 Jahre später einige Durchschnittsbilder der Herzanlage von Kaninchenembryonen des 9. und 10. Tages. Im Jahre 1876 (11 c) ging er ausführlich auf die Herzbildung des Kaninchens ein: Im Vorderteil von Embryonen mit zwei Urwirbeln, lange bevor der Kopfdarm sich zu schließen beginnt, fand er eine fast hufeisenförmige Verdickung im mittleren Keimblatt. Sie beginnt unmittelbar lateral vor den Urwirbeln und verläuft vorwärts und seitlich, so daß sie bald den Vorderrand der Keimscheibe nahe erreicht. Es schien Hensen, als wenn die Verdickung jeder Seite vorn in der Mittellinie zur Verbindung käme, jedoch bestätigten Querschnitte den Anschein nicht. Daher hielt er die erste Herzanlage für streng bilateral. Auf einem Durchschnitt aus dem frühesten Stadium sieht man in dem sonst ungeteilten Mesoblast eine Spalte, die erste Spur des Pericardialraumes. —

(11 c, S, 368.)

»Darunter liegen ein paar Zellen des Gefäßblattes, welche das Endothel des Herzens bilden werden. Sehr bald erweitert sich die (primitive) Pericardialhöhle, und darauf gestalten sich die darunterliegenden Endothelien zu einem Kanal mit einer im Durchschnitt runden Öffnung. Dieser Kanal drängt von dem Hypoblast aus den unteren Teil der Wand des Pericards, also das Darmfaserblatt vor und wird mehr und mehr von demselben umwachsen. Daher zeigt sich bei der Flächenansicht eines Embryos mit 9 Urwirbeln beiderseits ein spindelförmig erweiterter Kanal im Verlaufe der Mesoblastverdickung. Infolge der Ausbildung der Kopfdarmhöhle, die gleichzeitig von vorn und von den

Seiten her geschlossen wird, werden die beiden Herzschläuche genähert und in der unteren Wand des Kopfdarmes aneinander gelegt. Alsdann vereinen sich zunächst die beiden primitiven Pericardialräume zu einem einzigen. Derselbe enthält noch zwei Herzschläuche, wie Durchschnitte lehren. Darauf erfolgt, wahrscheinlich von vornher fortschreitend, die Verschmelzung der Schläuche, aber schließlich vereinen auch diese sich zu einem Herzraum. Aus dem visceralen Blatt des Pericardiums geht die Herzmuskulatur hervor. Dann ist das Herz ein aus drei untereinander kommunizierenden Hohlkugeln bestehendes Organ, von welchem hinten seitlich die Venenschenkel abgehen. Die weiteren Stadien führen zu der bekannten Ansicht des schlauchförmigen, gekrümmten Herzens.«

A. Kölliker (17 b) pflichtete den Angaben von His und Hensen bei: das Mesoderm der Parietalzone spaltet sich in zwei Blätter durch das Auftreten einer Höhle, in welcher später das Herz hängt. In der Herzgegend der Keimscheibe bilden sich zwei Parietalfalten, und diese biegen sich von den Seiten nach der Mittellinie um. Die erste Spur des Herzens sind zwei der Länge nach verlaufende Spaltlücken zwischen Darmfaserplatte und Darmepithel und in demselben je eine zarte Zellauskleidung, das spätere Herzendothel. Zunächst verschließen sich die Wände des Vorderdarmes. Die zwei Herzanlagen rücken einander entgegen, und es verschmelzen sowohl Endothel als die Teile der Darmfaserplatte.

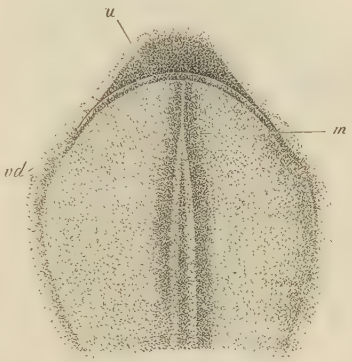
Für das Kaninchen hob Kölliker die weit auseinanderliegenden Herzhälften der ersten Anlage als fremdartige Eigentümlichkeit hervor. Im Mesoderm treten paarige weit getrennte Spalten (der Parietalhöhle des Hühnchens entsprechend) zu beiden Seiten der gut ausgeprägten Halbrinne des Schlundes auf. Die Darmfaserplatte umhüllt das Endothelrohr des Herzens. Nach Schluß des Schlundes bleiben beide Herzfalten noch eine Zeitlang getrennt. Ihre Vereinigung erfolgt etwas anders als beim Hühnchen. Man findet zwei vollkommen getrennte Parietalhöhlen und Endothelschläuche, dagegen die äußeren Herzhäute im Begriffe zu verschmelzen, während die Entodermschichten schon wirklich vereinigt sind. Dann verschmelzen die Parietalhöhlen und werden geräumiger. Endlich fließen die Endothelschläuche zusammen, die äußeren Herzhäute verwachsen an der Ventralseite und lösen sich von der Darmfaserplatte.

(17 b, S. 147—149.)

»Ich beginne mit der Besprechung der Art und Weise, wie der hintere Teil des Kopfes seine seitliche und vordere Wand erhält und verweise zu dem Ende vor allem auf die Textfig. 8. Während ganz vorn am Kopfe die genannten Wandungen einfach durch einen Umschlag aller drei Keimblätter des vordersten Teiles der Embryonalanlage entstehen (Textfig. 7), entwickeln sich dieselben

mehr nach hinten, da, wo später das Herz seine Lage hat, ganz in derselben Weise wie am Rumpfe dadurch, daß die Parietalzone der Kopfanlage von den Seiten nach der Mittellinie der Bauchfläche sich umbiegt. Hierbei spaltet sich das mittlere Keimblatt der Parietalzone oder die Seitenplatten des Kopfes in zwei Blätter, eine Hautplatte und eine Darmfaserplatte, von denen die erstere mit dem Hornblatte, die letztere mit dem Entoderme sich vereint, und zwischen diesen Blättern tritt jederseits eine Höhlung auf, die Leibeshöhle des Kopfes oder die Halshöhle (Parietalhöhle, His), in welcher später das Herz seine Lage hat und die mit der Pleuroperitonealhöhle am Rumpfe zusammenhängt. Das erste Stadium dieser Vorgänge zeigt die Textfig. 8, in welcher die untere Wand des Vorderdarmes, bestehend aus der Darmfaserplatte (*dfp*) und dem Entoderm (*e*), im Verschlusse begriffen ist, während die Leibeswände (*hp*, *h*) einfach abwärts geneigt sind, aber noch keine Neigung zum Verwachsen zeigen und zugleich durch eine große Spaltungslücke (*pp*) von der unteren Schlundwand geschieden sind.

Fig. 7.



Kopf eines Huhnembryo mit zwei Urwirbeln vom Anfange des 2. Tages. Ventralansicht (nach Kölliker). *m* Medullarrohr in Bildung begriffen; *u* Umschlagsrand des vorderen Endes des Kopfes; *vd* vordere Darmpforte.

Während der Darm zum Verschlusse kommt, und nachdem dies geschehen ist, tritt auch schon die erste Spur des Herzens in Gestalt zweier, der Länge nach verlaufender Spaltungslücken auf, die zwischen den Darmfaserplatten des Vorderdarmes und dem Darmepithel entstehen, in welchen auch gleichzeitig mit ihrem Auftreten eine zarte Zellenauskleidung, das spätere Endothel des Herzens, sichtbar wird. Diese zwei Lücken sind anfangs ganz gesondert und die Darmfaserplatten stoßen medianwärts an das Damepithel, bevor sie sich umbiegen, um in den peripherischen Teil der Darmfaserplatte überzugehen, welcher nun mit dem vom Schlundepithel abgeschnürten Teile des Entoderms die vordere Wand der Leibeshöhle des Kopfes oder der Halshöhle bildet. Diese Umbiegungsstelle der Darmfaserplatten erscheint wie ein kurzes vorderes Gekröse des Vorderdarmes und tritt bald in dieselben Beziehungen zum Herzen, weshalb dieselbe unteres Herzgekröse genannt worden ist (Textfigur 9 *uhg*).

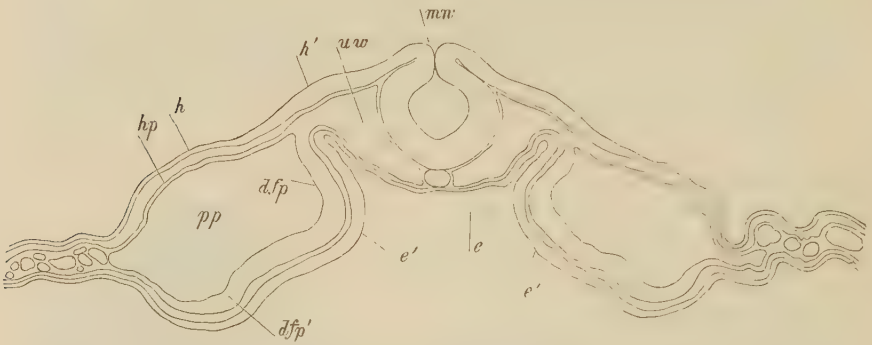
Die weitere Entwicklung des Herzens beruht nun darauf, daß die zwei Herzanlagen einander entgegenrücken und schließlich miteinander verschmelzen, und zwar gilt dies sowohl von der endothelialen Auskleidung der Herzanlage, als von den diese umgebenden Teilen der Darmfaserplatten. So entsteht dann ein Zustand, wie ihn die Textfig. 9 darstellt, der leicht auf den früheren zurückgeführt werden kann.

(17 b, S. 289—295.)

Bei jüngeren Embryonen des Kaninchens erhält der Kopf ein ganz besonderes Gepräge durch die eigentümliche Lagerung des Herzens, d. h. durch seine Entstehung aus zwei getrennten, weit voneinander abstehenden Hälften. Was schon am Flächenbilde (Textfig. 10) so sehr auffallend schien, ergibt sich an

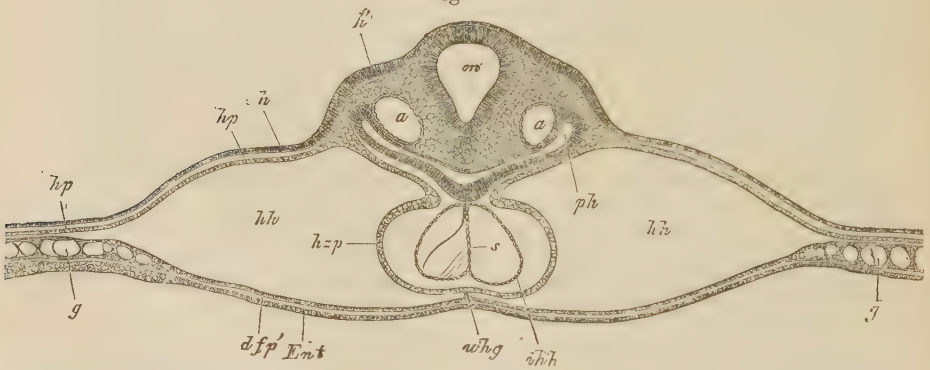
Querschnitten noch viel fremdartiger, und verweise ich vor allem auf die Textfiguren 11 und 12, welche Querschnitte von dem Embryo der Textfig. 10 stammen, zur Darlegung dieser Verhältnisse. Die Textfig. 11 gibt eine Totalansicht der Herzgegend des Kopfes und zeigt die Stellung der beiden Herzanlagen

Fig. 8.



Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes eines Hühnerembryo vom 2. Tage. Vergr. 113/1. (Nach Kölliker.) *dfp* Darmfaserplatte der in Bildung begriffenen unteren Schlundwand oder Schlundplatte; *dfp'* Darmfaserplatte der späteren Vorderwand der Pleuroperitonealhöhle (Halshöhle); *e* Entoderm an der hinteren Schlundwand; *e'* dickeres Entoderm, das später zum Epithel der vorderen Schlundwand wird; *h* Hornblatt in der Parietalzone des Embryo; *h'* verdicktes Hornblatt, da wo später die Gehörgruben entstehen; *hp* Hautplatte; *mn* Naht des Medullarrohres; *uw* Urwirbelplatten des Kopfes, dazwischen die Chorda.

Fig. 9.



Querschnitt durch die Herzgegend eines Hühnerembryo von 1 Tag und 15 Stunden. Vergr. 61/1. (Nach Kölliker.) *a* Aorta descendens; *g* Gefäße der innersten Teile der Area opaca; *h* Hornblatt; *h'* verdickter Teil des Hornblattes in der Gegend, wo später die Gehörgruben entstehen; *hp* Hautplatte; *hzp* Herzplatte (äußere Herzwand); *ihh* innere Herzhaut (Endothelialrohr) mit dem Septum *s*; *ph* Vorderdarm; *uhg* unteres Herzgekröse, übergehend in *dfp'*, die Darmfaserplatte, die mit dem Entoderm, *Ent*, den vorderen Teil der Wand der Herzhöhle *hh* bildet.

h und *h'* zur mittleren Region, in welcher das Medullarrohr noch weit offen ist, deutlich. — —

Prüft man die Gegend der Herzanlage (Textfig. 12) an einem guten Schnitte genauer, so ergibt sich folgendes. Erstens findet sich hier innerhalb des Meso-

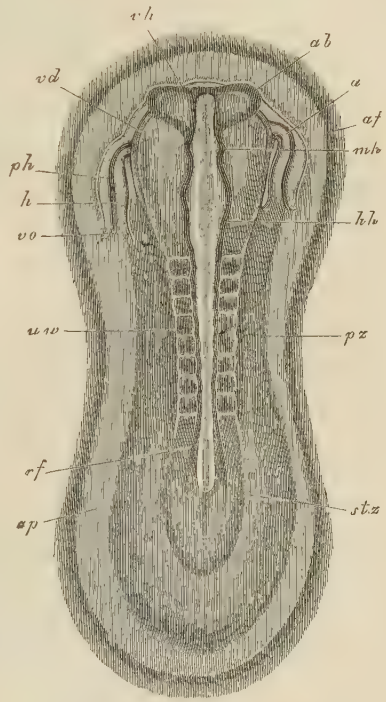
derms eine Spalte (*ph*), die der Parietalhöhle oder Halshöhle des Hühnchens entspricht, welche das Herz umschließt, mit dem großen Unterschiede jedoch, daß die Parietalhöhlen des Kaninchens anfänglich weit voneinander getrennt sind. Die Begrenzungen dieser Parietalhöhle sind einerseits eine dünne Hautplatte (*hp*) und eine dickere Darmfaserplatte (*dfp*), von welchen die letztere in eine besondere Beziehung zur Herzanlage oder dem Endothelrohre des Herzens (*ihh*) tritt, indem sie eine besondere Hülle für dasselbe, die äußere Herzhaut (*ahh*) erzeugt.

Beide Teile müssen zusammen als Herzanlage aufgefaßt werden, und da die äußere Herzhaut wie durch einen Stiel mit der Darmfaserplatte verbunden ist, so kann man auch sagen, daß jede der beiden Anlagen bereits ein Mesocardium besitze, welches dem Mesocardium posterius des Hühnchens entspricht.

Noch sei bemerkt, daß an Querschnitten wie den eben beschriebenen, auch die ersten Andeutungen der Bildung des Schlundes wahrnehmbar sind. Der Umbiegungsrand an der Ventralseite des Kopfes von Embryonen aus dieser Zeit reicht bis in die Herzgegend, und an Querschnitten erkennt man leicht, daß der Schlund bereits eine gut ausgeprägte Halbrinne bildet (Textfigur 11 *sr*), deren tiefster Teil in der Gegend der Herzanlage sich findet. Hier ist auch das Darmdrüsenblatt auffallend verdickt, entsprechend den später am geschlossenen Pharynx wahrzunehmenden Verhältnissen.

Wesentlich in derselben Weise wie in der Textfig. 12 stellen sich die Querschnitte in der gesamten Herzgegend dar, nur daß die Tiefe und Gestalt der Rückenfurche und die Breite der Medullarplatte nicht überall dieselben sind, und ebenso auch der Durchmesser der Herzanlage in verschiedenen Höhen verschieden ist.

Fig. 10.



Heller Fruchthof und Embryonalanlage eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden und 3,65 mm Länge. Vergr. 21/1 (nach Kölliker). *a* Aortenende des Herzens; *ab* Anlage der Augenblasen; *af* vordere Außenfalte; *ap* Area pellucida; *h* Herzkammer; *hh* Hinterhirn; *mh* Mittelhirn; *ph* Parietalhöhle; *pz* Parietalzone; *rf* Rückenfurche; *stz* Stammzone; *uw* Urwirbel; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *vh* Vorderhirn; *vo* Vena omphalo-mesenterica.

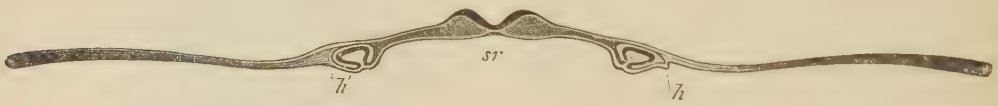
Verfolgt man das Herz an Querschnitten nach hinten, so findet man, daß die Einstülpung der Darmfaserplatte in die Parietalhöhle, welche das Endothelrohr des Herzschlauches umschließt, immer kleiner wird und endlich verschwindet. Ebenso wird auch die Parietalhöhle zusehends enger und geht endlich in der Gegend der vordersten Urwirbel in eine enge Spalte der Seitenplatte über, die, wie man weiß, der Vorläufer der Bauchhöhle ist. — — —

Auch gegen das vordere Kopfende zu verliert sich schließlich die Herzanlage in ihren beiden Teilen und bleibt zuletzt nur die Parietalhöhle übrig, um dann endlich ebenfalls zu schwinden. — —

Nachdem Herz und Kopf in der beschriebenen Weise angelegt sind, werden dieselben im Laufe des 9. Tages ihrer Vollendung entgegengeführt. — — —

In erster Linie hebe ich hervor, daß beim Kaninchen auch nach der Bildung und dem vollkommenen Verschlusse des Schlundes die beiden Herzhälften noch eine zeitlang getrennt bleiben, und daß überhaupt die Vereinigung der beiden Herzhälften in etwas anderer Weise sich macht als beim Hühnchen. Geht man von dem Stadium der Textfig. 12 aus, so finden sich zunächst eine Reihe von Stufen, die den Schlund in verschiedenen Graden des Verschlusses und die

Fig. 11.

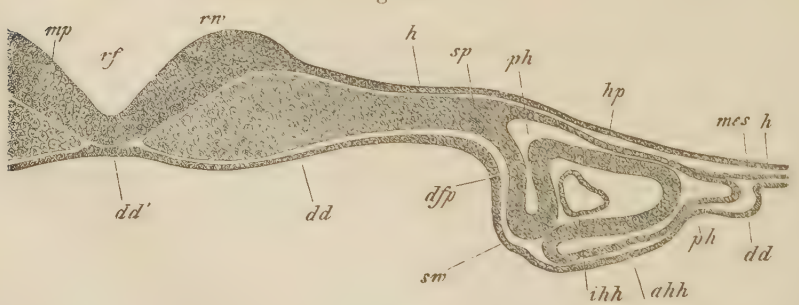


Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo von 8 Tagen und 14 Stunden, mit den angrenzenden Teilen des Blastoderm (nach Kölliker). Vergr. 48/1. *hh'* Anlage des Herzens; *sr* Schlundrinne.

Herzhälften entsprechend genähert zeigen, wie dies bereits Hensen in zwei Abbildungen dargestellt hat. Weiter folgt dann ein Zustand, in dem der Schlund bereits geschlossen ist, dagegen die Herzhälften sich noch nicht vereinigt haben, wie ihn die Textfig. 13 vertritt. In diesem Querschnitte finden sich noch zwei vollkommen getrennte Parietalhöhlen (*p*) und Endothelschläuche (*ih*), dagegen sind die beiden äußeren Herzhäute (*ah*), die von der Darmfaserplatte abstammen, im Begriffe miteinander zu verschmelzen und hat eine Vereinigung beim Entoderm wirklich stattgefunden. Somit wird die Scheidewand zwischen beiden Parietalhöhlen gebildet erstens von einem Reste des Entoderms (*e*) und zweitens von dem Teile der äußeren Herzhaut, der in die Darmfaserplatte sich umbiegt.

Weiter verschmelzen dann die beiden Parietalhöhlen miteinander und werden zugleich mit dem Größerwerden des Herzens geräumiger. Während dies

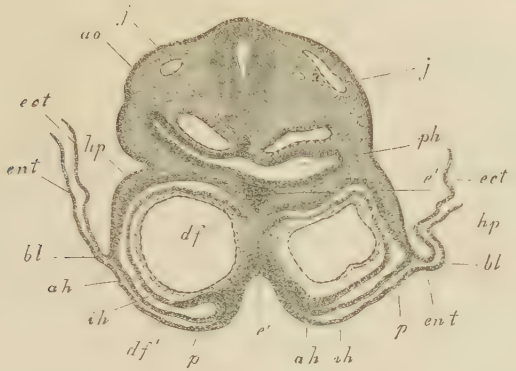
Fig. 12.



Ein Teil der vorigen Figur (nach Kölliker). Vergr. 152/1. *dd* Darmdrüsenblatt; *dd'* scheinbare Verdickung des Darmdrüsenblattes, aus der Chorda und einem Teil des Entoderm bestehend. *dfp* Darmfaserplatte, sich fortsetzend in die äußere Herzhaut *ahh*, *ihh* innere Herzhaut (Endothelrohr); *h* Hornblatt; *hp* Hautplatte; *mes* mittleres, ungeteiltes Keimblatt jenseits der Herzanlage; *mp* Medullarplatte; *ph* Parietalhöhle; *vf* Rückenfurche; *rw* Rückenwülste; *sw* Seitenwand des sich entwickelnden Schlundes.

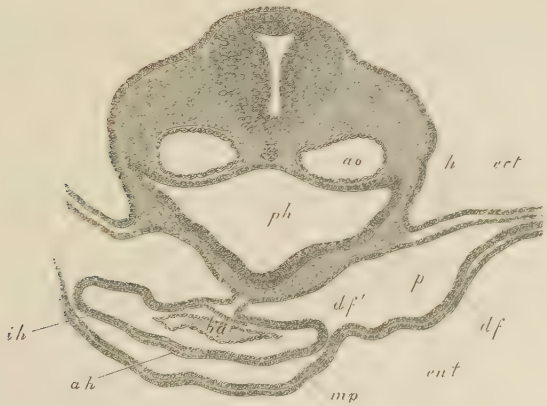
geschieht, vereinigen sich auch die beiden Herzanlagen in der Art, daß ihre Endothelschläuche zusammenfließen und die äußeren Herzhäute an der ventralen Seite untereinander verwachsen und von der Darmfaserplatte sich lösen. So

Fig. 13.



Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 9 Tagen. Vergr. 80/1 (nach Kölliker). *ao* Aorta; *ah* äußere Herzhaut; *bl* Blastoderma; *df* Darmfaserplatte; *df'* die Darmfaserplatte der späteren vorderen Wand der Parietalhöhle *p*; *e'* Fortsetzung des Entoderm des Schlundes und der vorderen Wand der Parietalhöhle in die Scheidewand zwischen beiden Herzhälften; *ect* Ectoderm; *ent* Entoderm; *hp* Hautplatte der seitlichen Leibeswand; *ih* innere Herzhaut (Endothelrohr); *j* Vena jugularis; *ph* Schlund.

Fig. 14.



Querschnitt durch die Herzgegend eines Kaninchenembryo von 10 Tagen. Vergr. 119/1 (nach Kölliker). *ah*, *ih* äußere und innere Haut des Bulbus aortae; *ao* Aorta; *ba* Bulbus aortae; *df* Darmfaserplatte; *df'* Darmfaserplatte des Schlundes; *ect* Ectoderm; *ent* Entoderm; *h* Hautplatte; *mp* Mesocardium posterius; *p* Parietalhöhle; *ph* Pharynx.

wird das Herz an seiner ventralen Seite ganz frei, ohne jemals ein ausgesprochenes Mesocardium inferius gehabt zu haben, und entsteht eine selbständige vordere Wand der nun einfachen Parietalhöhle, die wie beim Hühnchen aus der Darmfaserplatte und dem Entoderm besteht. Diese Wand setzt

sich lateralwärts in das Blastoderma fort und verhält sich schließlich wie beim Hühnchen (Textfig. 9). An der dorsalen Seite erhält sich dagegen die Verbindung des Herzens mit der Darmfaserplatte des Schlundes längere Zeit und gibt die Textfig. 14 eine deutliche Anschauung des hier befindlichen hinteren Herzgekröses (*mp*).«

III. Bestätigende Untersuchungen.

E. Gasser (8) bestätigte durch Untersuchungen an Embryonen des Huhnes und der Gans die Angaben von Kölliker und Hensen über die Herzentwicklung beim Vogel und Säugetier gegenüber den widersprechenden Angaben von Schenk (25), sowie von Forster und Balfour. Er verteidigte auf Grund sehr schöner Schnittzeichnungen die Meinung, daß beim Vogel wie beim Säugetier das Herz doppelt angelegt sei und durch Verwachsung der Darmfalten in ein unpaares Rohr verschmolzen werde. Die ersten Spuren derselben seien bei Hühnerembryonen von 3—4 Urwirbeln zu sehen. Hier finde man in den beiden Eingangsfalten des Vorderdarmes zwischen Entoderm und splanchnischem Mesoderm die Endothelzellen des Herzens, während das verdickte Darmfaserblatt die Muskelwand des Herzens liefere. Wenn sich die Falten an der vorderen Darmpforte zur Bildung der ventralen Wand des Kopfdarmes schließen, so führen sie gleichzeitig mit sich das Mesoderm, die Pleuroperitonealhöhle und zwischen dem splanchnischen Mesoderm und Entoderm die Anlage des Herzens. Und habe auf eine gewisse Strecke die Vereinigung beider Falten stattgefunden, so erscheine auch in der unteren Wand der Vorderdarmhöhle die Herzanlage. Die Art der Herzbildung hänge also enge mit der Schließung der Darmrinne zusammen und stimme mit dem gleichen Vorgange bei Säugern überein, nur daß dort die Falten, welche zur Herzbildung und Bildung des Vorderdarmes zusammentreten müssen, anfangs weiter auseinanderstehen und deshalb auch längere Zeit gebrauchen, um sich zu vereinigen; ferner, daß beim Säugetiere durch die größere anfängliche Distanz die doppelte Anlage schärfer hervortrete als beim Vogel.

Bei Embryonen von 4—5 Urwirbeln finde man die Herzanlage nicht mehr allein in den beiden Eingangsfalten der Darmpforte, sondern bereits eine kleine Strecke in der ventralen Wand des Vorderdarmes, aber auch hier noch die beiden Hälften unverschmolzen nebeneinander liegen. Bei Embryonen mit 5—6 Urwirbeln nehme der Vorderdarm durch Zusammentreten der seitlichen Falten beträchtlich

an Länge zu. Durch weiteres Wachstum der Kopfdarmhöhle treten die Eingangsfalten derselben immer mehr zusammen; dadurch erscheine die Herzanlage auf einer etwas größeren Strecke in der unteren Wand des Vorderdarmes. Doch erhalte sich die doppelte Anlage noch in allen Teilen.

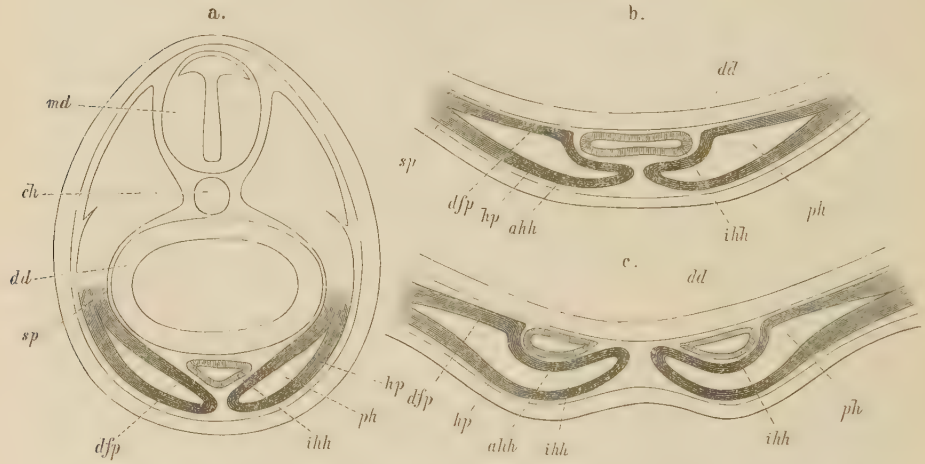
Bei Embryonen mit 7—8 Urwirbeln beginne die Verschmelzung der bis dahin getrennt nebeneinander liegenden Herzhälften und zwar finde man zunächst den mittleren Teil des Herzens vereint zu einem Rohr, dessen Wand von der Darmfaserplatte gebildet sei, während in seinem Inneren noch zwei getrennte Endothelröhren gelegen seien. Das obere und untere Herzende währe am längsten in doppelter Anlage. Bei Embryonen von 10—11 Urwirbeln finde man erst den Beginn der Verschmelzung der Endothelröhren. So werde das Herz ein einfacher Schlauch in der unteren Wand des Vorderdarmes mit den primitiven Aorten (zwei Ausläufern nach oben, und den Dottervenen zwei Ausläufern nach unten). Bis dahin liege es zwischen der rechten und linken Parietalhöhle und trenne dieselben. Reiße nun bei Embryonen von 12—14 Urwirbeln das untere Herzgekröse ein, so sei eine Kommunikation beider Höhlen hergestellt. Später schwinde auch der mittlere Teil des oberen Herzgekröses, so daß eine gemeinsame Pleuroperitonealhöhle entstanden sei.

Die getrennte Anlage des Herzens war schon damals von allen Gelehrten so sehr anerkannt, daß C. Rabl [24], nachdem er 1886 die Herzentwicklung der Urodelen beschrieben hatte, die Etappen der phylogenetischen Entwicklung auszudenken suchte, um die doppelte Herzbildung der Vögel und Säugetiere auf die einfache Art der Urodelen zurückzuführen. Er ging von einem Stadium (Textfig. 15*a*) aus, in welchem die Seitenplatten (*sp*) in der Medianebene noch nicht verschmolzen sind, wie man es beim Salamander nach der ersten Differenzierung des Endothelsäckchens (*ihh*) findet. Daraus leitet er das in Textfig. 15*b* gegebene Bild ab. Das Endothelsäckchen ist in die Breite gezogen, und die es von außen bedeckende Darmfaserplatte (*dfp*) bildet die Anlage des äußeren Herzhäutchens (*ahh*). Allmählich weiche das Endothelsäckchen bei noch größerer Verbreitung der Bauchseite des Embryo in zwei Bläschen auseinander (Textfig. 15*c*), von denen jedes die gleichen Beziehungen zum mittleren Keimblatte aufweise. Damit ist Rabl bei einem Zustande angelangt, der in der einfachsten Weise zu dem von Kölliker abgebildeten Querschnitt der Herzanlage eines Kaninchenembryo

(Textfig. 12) hinüberführt. Man braucht sich nur den Embryo durch einen medianen Sagittalschnitt ventralwärts gespalten und die beiden Hälften flächenhaft ausgebreitet zu denken. Die Ursache des Auseinanderrückens der ursprünglich einfachen Herzanlage sei in der mächtigen Ausbildung des Nahrungsdotters zu suchen.

H. Strahl (28a, b) wies in einer kurzen Notiz 1884 darauf hin, daß beim Kaninchenembryo die Leibeshöhle in der Herzgegend anders geschlossen werde, als bei Vogel- und Reptilienembryonen. Bei letzteren schließe sich Hautplatte und Hornplatte gleichzeitig, während beim Kaninchen zuerst, d. h. in der zweiten Hälfte des

Fig. 15 *a—c*.



Drei Etappen der phylogenetischen Entwicklung des Herzens (nach C. Rabl). *ahh* äußeres Herzhäutchen; *ch* Chorda; *dd* Darmdrüsenblatt; *dfp* Darmfaserplatte; *hp* Hautplatte; *ihh* inneres Herzhäutchen; *md* Medullarrohr; *sp* Seitenplatte; *ph* Pericardialhöhle.

9. Tages, der Schluß der Hautplatte und dann ganz unabhängig davon der Schluß des Hornblattes am 10. Tag erfolge.

Im Jahre 1889 behandelte H. Strahl (28c) im Vereine mit F. Carius die Anlage des Herzens und die Bildung der Leibeswand in der Herzgegend beim Kaninchen und Meerschweinchen und hob besonders Verschiedenheiten der beiden Tierarten hervor. Beim Kaninchen liegen die anfangs weit getrennten Herzanlagen an der unteren Wand des sehr breiten Vorderdarmes. Beim Meerschweinchen dagegen liegen die beiden Herzhälften dem viel schmaleren Kopfdarm nicht von unten an. Dem Schlusse des Vorderdarmes folge die Vereinigung der beiden Herzhälften unterhalb desselben

und der beiden seitlich abgeschlossenen Seitenhälften der Parietalhöhle. Dabei zeige der Embryo von *Cavia* die Eigentümlichkeit, daß der ventrale Verschluß der Parietalhöhle von einer dicken (beim Kaninchen bloß von einer dünnen) Mesoblastlage hergestellt werde. Da die Parietalhöhle beider Nagetiere von der ersten Anlage an seitlich abgeschlossen sei, umwachse in der Herzgegend die geschlossene Leibeswand den Darm. In einem Abschnitte, der vielleicht annähernd der Nabelgegend entspricht, lege sich die seitliche Leibeswand noch vor Schluß der Darmrinne an deren Seitenwand an, so daß hier erst die Leibeshöhle und dann die Darmrinne geschlossen werde. Am hinteren Körperende schließe sich aber zuerst die Darmrinne zum Darmrohr, dann unter demselben die Leibeshöhle.

Von H. Strahl angeregt, suchte H. Junglöw (15) auch für die Eidechse (*Lacerta agilis*) die doppelseitige Anlage des Herzens nachzuweisen und die Angaben von C. K. Hoffmann (14) zu widerlegen, welcher bei Embryonen von *Tropidonotus natrix* eine Faltung der rechten Darmfaserplatte als einfache und einseitige Herzanlage beschrieben und als Übergangsform von den Anamniern zu den Amnioten erklärt hatte.

Junglöw zeigte, daß die von Hoffmann untersuchten Objekte bereits zu weit vorgeschritten waren. Die erste doppelseitige Herzanlage lasse sich nur in einer früheren, sehr rasch vorübergehenden Entwicklungszeit finden an Embryonen, welche äußerlich so gut wie gar nichts von der Herzanlage wahrnehmen lassen. Er schildert vier aufeinanderfolgende Querschnitte durch einen Embryo von *Lacerta agilis* mit etwa 6 Urwirbeln in der Absicht, die doppelseitige Anlage des Herzens und die Verwachsung der beiden Herzhälften zu zeigen. Aber der Embryo war für diesen Zweck schon zu alt. Die Schnitte lassen nicht getrennte Anlagen, sondern unter dem Vorderdarme symmetrische Falten der Darmfaserplatte erkennen, welche einen kleinen rundlichen Hohlraum, d. h. die Lichtung des Herzschlauches begrenzen. Junglöw zweifelt nicht, daß diese eine doppelseitige gewesen sei, und findet an den nächsten Schnitten noch »unzweifelhaft« die »Nahtstelle«, an welcher die beiden Herzhälften sich zusammengelegt haben. Aus der Lage des Mesocardium inferius gehe hervor, daß der Herzschlauch aus zwei Abteilungen entstanden sei, obwohl er sie am Mesocard selbst nicht mehr unterscheiden kann. Bei älteren Embryonen glaubte er die doppelte Anlage des Herzschlauches im günstigsten Falle wenigstens an einigen Teilen des Herzens noch deutlich zu sehen. In einer Serie durch

einen Embryo, dessen kleine Allantoisblase hervorgetreten war, und dessen schlauchförmiges Herz pulsierte, erkannte er am vorderen Ende des Herzens besonders gut, daß in früherer Entwicklungszeit sich hier die beiden Herzhälften aneinandergelegt haben. An ganz wenigen Schnitten der Serie sah er noch deutlich die beiden Falten, aus denen der Herzschlauch sich aufbaute.

M. v. Davidoff (5) warf am Schlusse einer Studie über die Herkunft des Endocardendothels bei *Ascalobotes*, *Hemidactylus*, *Lacerta*, welche eine im Winkel zwischen Vorderdarm und Entoblast des hellen Fruchthofes gelegene Verdickung der Splanchnopleura als Mutterboden des Endocardepithels erklärte, auch die Frage nach der ursprünglich paarigen oder unpaaren Anlage des Endocards auf. Er kann sich sehr wohl denken, daß auch da, wo das Endocardepithel als solches von vornherein unpaar auftritt, dasselbe doch aus den Elementen der beiden Antimeren zusammengesetzt werde. Schon in früheren Stadien würde jede embryonale Hälfte die Elemente aller in der Mittellinie gelegenen Organe enthalten und nur dadurch, daß diese Hälften gerade längs der Mittellinie verwachsen, würde manche dieser Bildungen später unpaar werden. Wenn nun solche Organe erst in vorgerücktem Stadium auftreten, so legen sie sich von vornherein unpaar an, bestehen aber immer aus den Elementen der beiden Antimeren.

In dem zusammenfassenden Artikel über die erste Anlage des Herzens bei den Wirbeltieren resumiert L. Mollier (22) die vorstehenden Originalarbeiten 1906 ungefähr in folgenden Thesen: Die erste Herzanlage ist paarig bei Säugern, Vögeln, Reptilien. Die spätere Darmwand bildet den Mutterboden der Herzanlage. Letztere liegt weiter auseinander bei Säugern, weil der Kopfdarm flach ausgebreitet ist. Bei den Sauropsiden dagegen liegen beide Herzanlagen am Firste der Darmfalte hinter dem kurzen, bereits geschlossenen Kopfdarm und konvergieren nach vorne gegen die Darmpforte. Bei Säugern wird durch den fortdauernden Einfaltungsprozeß der Darm zunächst vor der Herzanlage, später im Bereiche derselben geschlossen. Die paarige Herzanlage verschmilzt erst später und unabhängig vom Darmschlusse.

Bei Hühnchen treten die paarigen Herzzellstränge mit 4 Urwirbeln auf; mit 6 Urwirbeln stoßen sie vor der Darmpforte eben aneinander; mit 8 Urwirbeln sind sie auf eine längere Strecke vereinigt. Bei 9 Urwirbeln geht die Verschmelzung weiterer paariger Stücke der Dottervenen zur unpaaren Herzanlage noch fort.

IV. Abweichende Auffassung.

Während im Gedankengang aller bisher analysierten Abhandlungen eine vom Jahre 1868 1876 bis heute fortlaufende Tradition herrscht, welche die Verwachsung seitlicher Parietalfalten als unbestrittene Wahrheit ansieht, sind doch schon Äußerungen des Zweifels laut geworden, freilich nicht mit solcher Bestimmtheit, daß die Anhänger der Hisschen Lehre davon betroffen und zu einer kritischen Prüfung veranlaßt worden wären. Diese ketzerischen Gedanken wurden von C. Gegenbaur 9 und Ch. S. Minot 21 ausgesprochen.

In dem Lehrbuche der menschlichen Anatomie stellte Gegenbaur die Bildung des Körpers nach herkömmlicher Weise als Abschnürung durch zwei mittels seitlicher Falten zusammenhängende Umschlagsfalten am vorderen und hinteren Rande dar, um ausdrücklich hinzuzusetzen, daß mit der Bezeichnung »Einfaltung« nur die grobe Erscheinung ausgedrückt sei. In Wirklichkeit wachsen keine Falten vor, sondern die Leibesanlage wachse über die Keimblase vorn wie hinten und auch an den Seiten bedeutend hinaus, ohne daß die Verbindung mit der Keimblase eine absolute Verengerung erfahre.

(9, S. 71—73.)

»Der Schluß der Medullarrinne hat eine bedeutende Erhebung an der Rückenfläche der Embryonalanlage hervorgebracht. Ansehnliches Wachstum des gesamten Medullarrohres bedingt eine Krümmung des Embryo nach der ventralen Seite und mit der Ausbildung der Gehirnanlage wird der Kopf mit seinem das Vorderhirn enthaltenden Teile abwärts gekrümmt.

Schon vorher war am vorderen Rande der Körperanlage eine nach unten und hinten umgeschlagene Stelle aufgetreten, indem der Vorderteil sich mächtig entwickelt und damit die Kopfanlage frei hervortreten läßt Textfig. 17 *a*, *K*.

Dieses macht sich allmählich in höherem Maße geltend Textfig. 17 *b*, *c*, *K*, und ähnlich zeigt sich auch eine Umschlagsfalte am hinteren Körperende, die der vorderen entgegengerichtet ist. Diese hat ihren Grund in einer mächtigeren Entwicklung des Hinterteils, der sich gleichfalls frei über die benachbarten Teile der Keimblase erhebt. Beide Umschlagsstellen wachsen allmählich einander entgegen Textfig. 17 *d*; die vom Kopfe ausgehende läßt mit ihrem Wachstum auch die Seitenränder der Kopfanlage daran teilnehmen und ruft so die Entstehung eines im Kopfe blind geendeten Hohlraumes hervor, der hinter der Falte mit der Keimblase Textfig. 17 *b*, *Kbl* kommuniziert. Das ist die Kopfdarmhöhle. Durch das Hervorwachsen des hinteren Körperendes wird eine ähnliche, aber ungleichwertige Cavität abgegrenzt. Wie die Kopfdarmhöhle mit der weiteren Ausbildung des Kopfes sich vergrößert, so wird auch die zuletzt erwähnte Höhle mehr und mehr vertieft, sie bildet die Beckendarmhöhle. Die vordere und die hintere Einfaltung setzen sich immer weiter auf den seitlichen Rand des Körpers

fort und treten so durch seitliche, medianwärts vorspringende Faltenbildungen untereinander in Zusammenhang. Die beistehenden Textfiguren 16 und 17 versinnlichen diese Verhältnisse im Groben, während viele einzelne Prozesse daran beteiligt sind. Mit der Bezeichnung der Einfaltung ist gleichfalls nur die grobe Erscheinung ausgedrückt. In Wirklichkeit wachsen keine Falten vor, sondern die Leibesanlage ist es, welche über der Keimblase nach

Fig. 16.

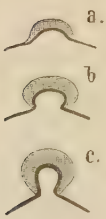


Fig. 17.

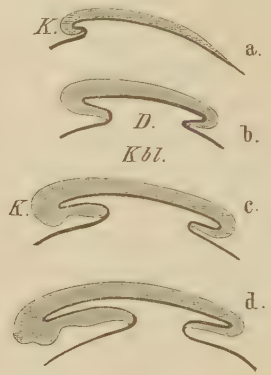


Fig. 16. Querschnitt-Schemata von Körperanlagen. (Nach C. Gegenbaur.)
Fig. 17. Längsschnitt-Schemata von Körperanlagen. (Nach C. Gegenbaur.) *D* Darmanlage; *K* Kopf; *Kbl* Keimblase.

vorn wie nach hinten bedeutender wächst, und entsprechend auch an den beiden Seiten. Dadurch kommt es zu jenem Zustande, ohne daß die Verbindung mit der Keimblase eine absolute Verengerung erfährt.

Durch diese Vorgänge wird der Embryo von der Keimblase mehr und mehr abgeschnürt.«

Auch Ch. S. Minot (21) bezeichnete die traditionelle Abschnürung mittels Einfaltung der Keimblätter als eine Täuschung. Bei Haifischen wachse der Kopf über den vorderen, der Schwanz über den hinteren Teil des Dotters frei vor, der mittlere Teil des Embryo dagegen bleibe mit dem Dotter verbunden. Während der Embryo weiterwachse, nehme das Verbindungsstück sehr wenig an Größe zu. Dadurch werde seine relative Größe geringer, endlich stelle es nur einen schmalen Stiel zwischen Embryo und Dottermasse dar. Bei den Amnioten erfolge die Trennung vom Dotter ebenso; das Kopf- und Schwanzende des Embryo würden durch Längenwachstum frei, nicht dadurch, daß die Verbindung mit dem Dotter kleiner werde. Letztere behalte ihren früheren Umfang und dieselbe absolute Größe. Die Umschlagsfalten entständen nicht durch aktive

Einfaltung, sondern passiv durch Wachstumsstillstand an der Übergangsstelle vom Embryo auf den Dotter.

(21, S. 326.)

»Bei Selachiern nimmt der Embryo zur Zeit seines Auftretens nur einen geringen Teil des sehr großen und beträchtliche Dottermengen enthaltenden Eies ein. Bald nach dem Erscheinen der Medullarrinne ist das Wachstum des Embryo soweit fortgeschritten, daß sein Kopf frei über den vorderen Teil des Dotters hervorzuragen beginnt; zur Zeit, wo sich die Medullarrinne zum Medullarrohr schließt, beginnt auch der Schwanz in derselben Weise unabhängig vom Dotter nach rückwärts zu wachsen; nur der mittlere Teil des Embryo bleibt mit dem Dotter in Verbindung. Während der Embryo weiterwächst, nimmt das Verbindungsstück zwischen ihm und dem Dotter nur sehr wenig an Größe zu; infolgedessen wird die relative Größe jenes Verbindungsstückes immer geringer, bis es schließlich im Vergleich zur Größe des Embryo und der Dottermasse nur noch einen schmalen Stiel darstellt. In der Regel wird die Trennung des Embryo vom Dotter traditionell auf eine Abschnürung desselben mittels Einfaltung der Keimblätter zurückgeführt; ein Abschnürungsprozeß wird jedoch meiner Ansicht nach nur vorgetäuscht; vielmehr trennt sich der Embryo in Wirklichkeit, wie soeben beschrieben wurde, dadurch vom Dotter, daß er selbständig weiterwächst. Bei Amnioten erfolgt die Trennung des Embryo vom Dotter im allgemeinen ebenso wie bei den Selachiern; der Vorgang wird jedoch kompliziert durch die Entwicklung von Amnion und Allantois.

(21, S. 304.)

Auf Längsschnitten sieht man, wie Kopf- und Schwanzende des Embryo vom Dotter frei werden und in dem Maße als der Embryo wächst, immer weiter vorspringen. Das Vorspringen von Kopf und Schwanz wird häufig auf Einfaltung der Keimblätter zurückgeführt; diese traditionelle Beschreibung entspricht aber nicht der Wirklichkeit; vielmehr wird der Embryo durch sein Längenwachstum frei, und nicht durch Verkleinerung seiner Verbindung mit dem Dotter.

Im Laufe der weiteren Entwickelung wird der Embryo immer größer, seine Verbindung mit dem Dottersack behält aber nahezu dieselbe absolute Größe. Genaue Daten über die Dimensionen besitze ich nicht. Das Größenverhältnis zwischen Embryo und Dotterstiel wechselt beständig, indem der Dotterstiel relativ kleiner wird.

Meiner Ansicht nach geschieht die Trennung des Urdarms vom Dottersack nur dadurch, daß, während der Embryo wächst, die ursprüngliche Verbindung zwischen Urdarm und Dottersack ihren früheren Umfang behält; dementsprechend würden auch die Umschlagsfalten, welche von den Keimblättern gebildet werden, nicht durch aktive Einfaltung entstehen, sondern passiv dadurch, daß das Wachstum der Blätter an der Übergangsstelle vom eigentlichen Embryo auf den Dotter stillsteht.

(21, S. 311.)

Nach der allgemeinen üblichen Erklärung ist die Bildung des Vorderdarms nicht durch das Wachstum des Kopfes, sondern durch Einfaltung der Splanchno-

pleuren bedingt. Diese Erklärung erscheint gerechtfertigt, wenn man verschiedene aufeinanderfolgende Stadien vergleicht; denn anfangs öffnet sich das Vorderende des Urdarms weit in den Dottersack und wenn später der Kopf des Embryo hervorzuragen beginnt, so erhält man den Eindruck, als ob die Seitenteile des Kopfes eingefaltet würden. Bedenkt man aber, daß der Kopf im Wachstum begriffen ist, während sich die Öffnung zwischen dem eigentlichen Urdarm und dem Dotter nur sehr wenig vergrößert, so muß man das Wachstum des Kopfes als die eigentliche Ursache der Bildung des Vorderdarms ansehen.«

Trotzdem Gegenbaur und Minot sich von der verbreiteten Schulmeinung emanzipiert hatten, sind sie bezüglich der Herzentwicklung in der Tradition befangen geblieben, wahrscheinlich weil die vortrefflichen Forscher keine eigenen Untersuchungen über diese spezielle Frage unternommen hatten, und es ist sehr interessant, bei beiden Autoren andre Stellen zu finden, an welchen die so entschieden abgelehnte Verwachsung der Keimfalten wieder zugestanden und die Hissche Darstellung direkt wiederholt wird. Ich zitiere zum Belege einen Abschnitt aus dem Lehrbuche von Minot:

(21, S. 272—275.)

»Bei den Amnioten erweitert sich das Cölom des Kopfes schon sehr früh unverhältnismäßig stärker als die übrigen Cölomabschnitte: es entsteht auf diese Weise jederseits die sog. Parietalhöhle oder Amniocardialblase. Beim Hühnchen steht die frühzeitig eintretende excessive Ausdehnung dieser Höhle in engen Beziehungen sowohl zur Schließung des Vorderdarmes als auch zur Entwicklung des Herzens.

Infolge der Ausdehnung der Amniocardialblase wird die Splanchnopleura (d. h. der splanchnische Mesoblast und das Entoderm) zunächst jederseits nach abwärts gedrängt; hierauf falten sich die Splanchnopleuren unterhalb des Embryo medianwärts ein, bis die beiden Blätter in der Mittellinie zusammentreffen und sich vereinigen; durch diese Vereinigung wird der Vorderdarm vom Dotter abgeschnürt, und zwar erhält er die Form eines flachen Kanals. — — — Wenn sich die Amniocardialblasen ausdehnen, so legt sich das Mesothel demjenigen Teil des Entoderms innig an, welcher zur Bildung des Vorderdarmes bestimmt ist; nachträglich erscheinen an der Kontaktstelle zwischen Mesothel und Entoderm einige wenige, sehr unregelmäßig angeordnete Mesenchymzellen; dieselben stellen die Anlage der Endothelwand des Herzens dar. Die rechte und die linke Mesothelhälfte vereinigen sich in der ventralen Mittellinie zu einem dünnen ventralen Mesocard, welches später durchreißt; längs der ventralen Wand des Vorderdarmes verdickt sich das Mesothel zur Anlage der Muskelwand des Herzens; zwischen der letzten und dem Vorderdarm liegen die erwähnten Mesenchymzellen. Im weiteren Verlauf der Entwickelung springen die mesothelialen Falten mehr und mehr vor, während die Mesenchymzellen einen endothelialen Charakter annehmen und schließlich jederseits mehrere unregelmäßige Hohlräume einschließen; diese einzelnen Hohlräume vereinigen sich bald zu zwei Haupthöhlen, welche einen longitudinalen Verlauf besitzen; wenn sich diese beiden Hohlräume erweitern, gelangen sie in der Mittellinie zur Berührung, bleiben aber anfangs noch durch eine zweischichtige

Endothelwand getrennt: bald reißt sie durch und es ist nun ein einfaches mediales Endothelrohr vorhanden, welches durch lange Zellfortsätze über weite Zwischenräume hinweg mit dem Mesothel in Verbindung steht. — — —«

Die Bildung des Herzens bei Säugetieren beschreibt Minot nach Kölliker's Grundriß, d. h. gleichfalls im Sinne der Verwachsungstheorie und faßt am Schlusse nochmals zusammen:

»Bei den Amnioten bildet sich das Herz aus einer doppelten Anlage, welche durch das Zusammenrücken der beiderseitigen Splanchnopleuren des Vorderdarmes zu einer einfachen medianen Anlage wird.«

V. Die neuesten Arbeiten.

Im Jahre 1905 kam Verocay (31) durch die Untersuchung eines Falles von Heptacardia beim Huhn, das sieben gut ausgebildete Herzen in seinem Brustraum besaß, auf die embryonale Ursache dieser überraschenden Mißbildung und damit auf die Entwicklung des Herzens zu sprechen.

Die in der Literatur mitgeteilten Beobachtungen über mehrfache Herzen beträfen eine mehr oder weniger vollständig ausgebildete Duplicitas, die aus dem Getrenntbleiben der normal doppelten Anlage leicht abgeleitet werden könne. Zur Erklärung der ihm vorliegenden Heptacardia bezieht er sich auf ein sehr frühes Entwicklungsstadium und die Ansicht von C. Rabl, daß zuerst nicht das Herz, sondern die Venae omphalo-mesentericae oder vielmehr deren Wurzeln entstehen.

Jede Vena omphalo-mesenterica setze sich aus mehreren Venae vitellinae, einer anterior dextra, bzw. sinistra und posterior zusammen und diese Dottervenen selbst entstehen wieder aus dem Zusammenflusse kleinerer Venen. Solange die Herzanlagen noch getrennt seien, lasse sich jede derselben (z. B. beim Kaninchen) nach hinten in eine Vena omphalo-mesenterica verfolgen, die rechte Herzanlage in die rechte, die linke in die linke. Die erste Anlage des Herzens sei direkt an die Vena omphalo-mesenterica geknüpft und gewissermaßen ein Produkt der Venen. Indem sich jede dieser Venen nach vorn verlängere oder nach vorn fortsetze, gebe sie einer Herzanlage den Ursprung.

Bei den Amphibien und Selachiern sei die Herzanlage einfach, weil die beiden Venae omphalo-mesentericae, gleich nachdem sie die vordere Darmpforte erreicht haben, miteinander verschmelzen.

Bei den Amnioten dagegen bleiben die Venae omphalo-mesen-

tericae lange voneinander getrennt und jede liefere für sich eine Herzanlage. Die beiden Anlagen verschmelzen verhältnismäßig spät miteinander, beim Kaninchen z. B. erst etwa im Stadium von 12 bis 14 Urwirbeln. Unter Anlage sei hier natürlich nur das »innere Herzhäutchen« zu verstehen, welches allein für die frühe Bildung des Herzens bestimmend sei. Gerade nun, wie die beiden Venae omphalo-mesentericae und demzufolge die aus ihnen entstehenden Herzanlagen getrennt bleiben können, so dürfte dies gelegentlich auch bei den Wurzeln dieser Venen, den Venae vitellinae, vorkommen. Jede dieser Venenwurzeln könnte dann für sich eine vollständige Herzanlage bilden. So wäre es denkbar, daß einmal jederseits auch zwei, drei oder wenn die Nichtvereinigung noch weiter, also auf die Wurzeln der Venae vitellinae zurückgreift, noch mehr Herzanlagen entstehen, von denen jede ein eigenes Herz hervorgehen lasse. Diese auf eine ganz neue Anschauungsweise über die erste Entstehung der Herzanlage gestützte Annahme Rabls scheine ihm die einfachste und am meisten befriedigende Erklärung der Multiplizität der Herzen. —

C. Rabl forderte nun seinen Schüler L. Gräper (10) auf, die nicht ohne weiteres anzuerkennende Hypothese durch möglichst genaues Studium der Herzanlage normaler Embryonen und durch Experimente zu prüfen. Gräper verteidigte daher die These: das Herz entstehe als ein Produkt der Herzhälften, bzw. der Venae omphalo-mesentericae und diese wieder würden aus Zellmaterial aufgebaut, das von der Peripherie, dem Dotterwall, stammt. Im deskriptiven Teile der Arbeit schildert er die Abstammung der extraembryonalen Gefäße und der ersten Herzzellen vom dotterhaltigen Entoderm. Nicht das Mesoderm, sondern die Entodermzellen, bzw. der Dotterwall allein besitze die Fähigkeit, Blutinseln zu bilden aus den »Dotterträgern«, d. h. Entodermzellen, welche sich lebhaft teilen und endlich unter Mitnahme verschieden großer Mengen Dotters aus dem Dotterwall austreten. Er nimmt an, die Dotterzellen nähern sich unter Preisgabe ihres Dottergehaltes, treten an die Oberfläche, schließen sich enge zusammen, lösen sich endlich als geschlossene Zellkomplexe vom Entoderm los, um sich dem darüberliegenden Ectoderm anzulegen und dort Blutinseln zu bilden.

Im Gegensatz zu Rückerts Ableitung aus dem Mesoderm hält er also die Gegenwart von Keimwallmaterial ausschlaggebend für die Bildung der Blutinseln. Die Dotterträger spielen vermutlich eine große Rolle bei der Bildung der Gefäßanlagen. Er fand Dotter-

träger mit schon gemindertem Dottergehalt einer Gefäßanlage nicht nur angelagert, sondern harmonisch angegliedert. Durch Annahme der Spindelform und Aussendung von Fortsätzen bilden sie den Übergang in Gefäßzellen. Wahrscheinlich besitzen die Dotterträger die Fähigkeit der Wanderung.

Da es ihm gelungen sei, die Verbindung der jüngsten Gefäßanlagen der Area pellucida mit denen der Peripherie nachzuweisen, glaubt Gräper, daß ein Teil der blutleeren Gefäße, d. h. solche, welche früher ein Lumen bilden, ehe Blutzellen in ihnen zu sehen sind, durch Auswachsen aus den Blutinseln hervorgeht.

Die Frage nach der Herkunft der ersten Herzzellen konnte er trotz größter Mühe nicht entscheidend beantworten, doch vertritt er die Auffassung: Die netzartig verbundenen Gefäßzellenstränge wachsen von den Blutinseln zwischen Entoderm und Splanchnopleura gegen die Embryonalanlage vor. Sie gelangen bei einem Embryo mittlerer Größe (etwa 1 mm) hinter dem vorderen Körperende in die Keimscheibe, um hier Herzzellen zu bilden. Das Zellenmaterial der Herzanlage stamme also aus der Peripherie, d. h. aus dem dotterhaltigen Entoderm, ganz gleichgültig, ob man annimmt, daß Zellzüge hier eingewandert oder daß Dotterträger hierher gelangt sind und die Herzzellen geliefert haben. —

Bei einem Hühnerembryo von 5 Urwirbeln gewann er den Eindruck, als ob sich eine Zellplatte von hinten und lateral in die Embryonalanlage eingeschoben habe. In späteren Stadien fand er diese Zellplatten nicht mehr; vielmehr zeigen sich in einer Höhlung, die einerseits von dem gestreckten Entoderm, andrerseits von der stark verdickten und nach dem Cölom zu halbkreisförmig ausgebuchteten Splanchnopleura umfaßt wird, »mesenchymatös« zusammengelagerte Zellen. »Wenn ich die Gefäßzellen an der bewußten Stelle als Herzzellen bezeichnet habe, so ist das eigentlich nicht genau; denn man kann nicht feststellen, ob diese Zellen später wirklich das Herz bilden. So ist es z. B. möglich, vielleicht sogar wahrscheinlich, daß sie nicht an der Stelle liegen bleiben, sondern noch weiter in den Embryo vordringen und sich vielleicht an der Bildung der Aorten beteiligen. Es kommt aber bei der Bezeichnung weniger auf die Identität der Zellen als auf die Topographie an, derart, daß die Glieder dieses Zellzuges an der betreffenden Stelle das Herzendothelrohr liefern, gleichgültig, ob es später noch dieselben Zellen sind oder nicht. Ferner könnte man die Zellen vielleicht auch Venenzellen, d. h. Zellen der Vena omphalo-mesenterica nennen;

denn einen Unterschied zwischen dieser Vene und dem Herzen kann man erst machen, wenn sich das Herzendothelrohr (bei normalen Embryonen nach der Verschmelzung der beiden Venae omphalomesentericae bzw. der paarigen Herzanlagen) blasig erweitert hat.«

Sei das Stadium der doppelten mesenchymatösen Herzanlage erreicht, so sei auch der Darmschluß bereits vorbereitet. Es verschmelze zunächst das Entoderm und trenne sich nach der Verschmelzung so, daß die beiden proximalen Teile vereinigt dorsalwärts rücken und die ventrale Darmwand bilden, die distalen Teile, ebenfalls vereinigt, ventral bleiben und so dem Mesoderm beider Seiten Gelegenheit geben, zu verschmelzen. Als Beweis führt er eine Figur an (10, Taf. XI Fig. 17), welche den Schnitten (Taf. XXII Fig. 30) entspricht. Die inneren Herzhäutchen legen sich nun aneinander und verschmelzen bald, während das Lumen durchgängig werde, so daß bei neun Urwirbeln ein einheitlicher Schlauch gebildet ist, der schon eine S-förmige Krümmung annimmt. In diesem Stadium sei auch das durch Verschmelzung der Splanchnopleura vorübergehend gebildete ventrale Mesocard schon vollständig verschwunden.

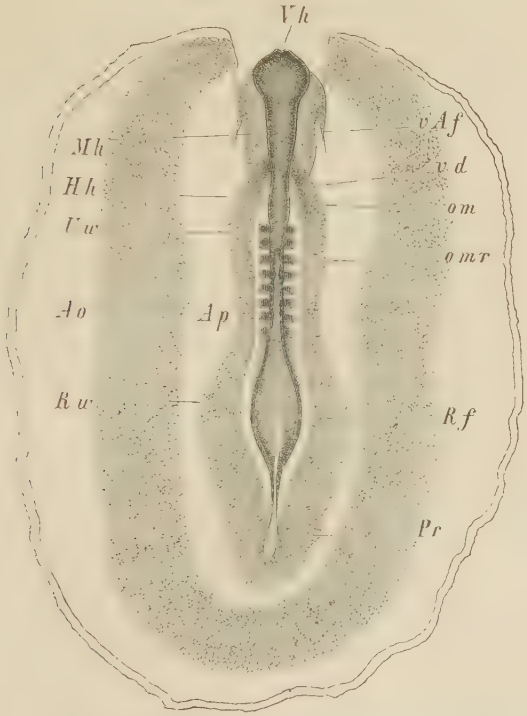
II. Der Prothorax des Huhnes.

I. Die Myocardwülste am Mesocardpfeiler.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Embryo C von 7 Urwirbeln, welcher ungefähr dem von Kölliker abgebildeten Stadium des zweiten Bruttages (Textfig. 18) entspricht. Am vorderen Abschnitte der flachen Embryonalanlage sind zwei Zonen zu unterscheiden: nämlich die eigentliche Kopfknospe, welche als kurzer Zapfen von der allgemeinen Form einer abgerundeten Fingerspitze vorspringt, ferner der angrenzende Abschnitt der Keimscheibe, welcher, ventral vom Entoderm überzogen, im Mesoderm zwei weite Parietalhöhlen besitzt, welche lateral in den amniogenen Bezirk der Keimscheibe hinausreichen. Diese beiden Zonen sind als die Gesamtanlage der späteren Kopf-, Hals- und Brustregion zu betrachten. Zur raschen Orientierung können als ihre Grenzen die »vordere Darmpforte« und die »vordere Grenzfalte (His) oder die Kopfbucht des Proamnions« gelten. Ich werde der Kürze halber den freiragenden Kopf als Kopfknospe, das anschließende Stück der Keimscheibe bis zur Darmpforte als Prothorax, d. h. embryonale Anlage der künftigen Hals- und Brustregion, bezeichnen.

Der Aufbau der vorderen Körperzone ist jetzt noch sehr einfach, wenn man so sagen darf, larvenhaft; das geht aus der Schnittserie deutlich hervor, von welcher die Fig. 12—17 (Taf. XXI) einen gedrängten Auszug geben. Aus dem Gebiete der flachen Keimscheibe reichen die achsialen Organe: Medullarrohr, Chorda und von der

Fig. 18.



Hühnerembryo (4,2 mm lang) vom 2. Bruttage. Dorsalansicht. (Nach Kölliker.) *Ao* Gefäßhof; *Ap* Area pellucida; *Hh* Hinterhirn; *Mh* Mittelhirn; *om* Venae omphalo-mesentericae; *omr* Stelle, wo das Medullarrohr sich öffnet; *Pr* Primitivstreifen; *Rf* Rückenfurche weit offen; *Rw* Rückenwülste; *Uw* Urwirbel; *vAf* vordere Amnionfalte; *vd* vordere Darmpforte; *Vh* Vorderhirn.

Darmpforte her, der blindgeschlossene Vorderdarm durch den Prothorax in die Kopfknospe. Das Mesoderm ist noch schwach entwickelt, besonders im Kopfe tritt es gegen die röhrenförmigen Achsenorgane sehr zurück. Uns interessiert hauptsächlich Vorderdarm und Mesoderm.

Der 800 μ lange Vorderdarm ist dorso-ventral komprimiert und rinnenartig gegen das Medullarrohr aufgebogen, so daß seine Wand

bzw. Lumen auf allen Schnitten (Fig. 14—17) wie ein flaches V erscheint. Oral ist die Rinnenform weniger deutlich, die Darmquerschnitte (Fig. 12, 13) sind etwas schmaler und flach. Abgesehen von der Darmpforte selbst liegen Mesodermzellen durch das ganze Vorderende des Embryo unterhalb des Vorderdarmes. Ebenso, wie das Mesoderm seine konkave Dorsalwand und das Medullarrohr umfaßt, bedeckt es auch seine konvexe Ventralwand. In Anbetracht der lateralen, riesig aufgeblähten Cölomhöhlen, welche oral vor der Darmpforte in der Prothoraxzone liegen, erscheint die Mesodermmasse speziell ventral unter dem Vorderdarm schmal und unansehnlich. Aber das ist bloß ein jugendlicher Zustand, der sich allmählich ins Gegenteil wendet.

Die paarigen Cölomhöhlen besitzen das größte Volumen in Fig. 16—14 und zeigen sich zunächst ganz unabhängig von der später erscheinenden Grenze zwischen dem eigentlichen Embryonalbezirk und dem amniogenen Hofe. Nur in Fig. 14 sieht man auf der rechten Seite des Schnittes zwei Zipfel der dorsalen und ventralen Wand einander gegenüberstehen. Sie bezeichnen die Grenzen des weiten Exocöloms gegen das embryonale Cölom, welches oral enger werdend in das abgeschnürte Kopfende reicht.

Wenn wir uns nun in den Parietalhöhlen stehend denken, so sehen wir je einen zarten Wulst, die primitive Herzanlage an den medialen Wänden ziehen, nicht gerade und parallel zum Medullarrohre, sondern von umbilical-ventral nach oral-dorsal schräg emporsteigend. In Fig. 17 liegt der Querschnitt dieser Wülste an der lateralen Wand der Darmpforte, also mehr ventral, in Fig. 16 auf etwas höherem Niveau und in Fig. 15, 14 unter dem Vorderdarm, also dorsal.

Die Berechtigung, die eben beschriebenen Wülste als Herzanlagen aufzufassen, wird durch spätere Stadien gewährt. Jetzt darf man bloß behaupten, daß die solide Masse des Mesoderms der prothoracalen Keimzone geringgradig in das Parietalcölom vorgewölbt ist, und kann darin die erste Skizze zur Herzbildung erkennen. Unter den dorsal ansteigenden Cardialwülsten steht (Fig. 15, 14) ein feiner, die beiden Parietalhöhlen trennender Pfeiler, welcher als Mesocardium inferius bezeichnet und bisher als sicherer Beweis für die mediane Verwachsung getrennter Herzanlagen gedeutet wurde, obwohl meines Erachtens kein Grund dazu gegeben ist. Denn das dünne Mesocard ist, wie die Fig. 16—14 zeigen, bloß der vordere Teil einer von der Darmpforte oral vorspringenden, etwa keilförmigen

Mesodermzone, welche sowohl mit dem splanchnischen Mesoderm des Dottersackes als der großen, im Querschnitt ungefähr dreieckigen, das Medullarrohr und den Vorderdarm umhüllenden Mesodermmasse des Prothorax untrennbar zusammenhängt und durch die symmetrische Entfaltung der Parietalhöhlen an lateraler Ausdehnung gehindert ist. Der Mesocardpfeiler kann gar nicht durch Verwachsen seitlicher Grenzfalten gebildet sein, weil in ihm eine vorerst freilich stark zusammengequetschte Ectodermtasche steckt, welche das Zellenmaterial für den Epidermisüberzug der Prothoracalwand enthält. Da dieselbe oral breiter ist als hinten (Fig. 14, 15), so geht der Mesocardpfeiler oral mit schräger Neigung in die ventrale Wand der Parietalhöhle über. Die Ectodermtasche gehört ausschließlich zum flachen Prothorax. Ihr Eingang liegt an der Grenze, wo die frei in den späteren Amnionraum schauende Kopfknospe in den Prothorax übergeht (Fig. 13).

Die objektive Betrachtung der Serie C (Fig. 12—17) sowie eines nach ihr hergestellten Rekonstruktionsmodelles zeigt die Prothoraxzone ventral geschlossen. Kein Schnitt der ganzen Reihe kann als Beweis für die Existenz einer medianen Verwachsungsnaht gelten. Insbesondere vermisse ich an den Schnitten vor der Darmpforte (Fig. 17—15) jeden Anhaltspunkt für die Behauptung, daß hier ein Verschmelzungsvorgang spielte, geschweige daß er noch im Ablauf begriffen ist. An der Darmpforte selbst fällt zwar die Höhe der Entodermzellen auf. Sie ist aber nach meinem Urteil lediglich ein Anzeichen lebhafter Vermehrung der Zellen.

Der Embryo D mit 8 Urwirbeln (Taf. XXII Fig. 18—25) ist älter als der eben betrachtete Embryo C; daher sind alle anatomischen Charaktere in vollkommenerem Maße ausgeprägt. Die Anlage des Prothorax und seiner Organe hat an Größe zugenommen, das Cölom freilich ganz unwesentlich, aber die Ausmodellierung der primitiven Cardialwülste ist fortgeschritten. Vor der Darmpforte (Fig. 23, 24) springen sie stark lateral in das Parietalcölom vor. Der orale Teil hängt in mehr ventraler Richtung unter der Ventralwand des Vorderdarmes herab. Man erkennt also an den Schnitten die Tendenz der symmetrischen Cardialwülste, in die Parietalhöhle vorzudringen. Da der Mesocardpfeiler bzw. die beiderseitig angrenzende Lichtung des Parietalcöloms sehr niedrig ist, treibt das fortschreitende Wachstum die Cardialwülste in querer Richtung lateral.

Der komprimierte, an den Seiten aufgekrümmte Vorderdarm ist nur länger geworden. Ebenso hat sich die Ectodermtasche ver-

größert; sie reicht nicht ganz so weit (Fig. 18—22) zur hinteren Darmpforte (hinter Fig. 25) wie früher. Daraus schließe ich, daß das Umbilicalstück des Cardialwulstes mit den stärker entwickelten Venen kräftiger, d. h. sagittal ausgewachsen ist (Fig. 25). Auch ist die vergrößerte Ectodermtasche im Mesocardialpfeiler je weiter oral, um so breiter geworden.

II. Die Durchbrechung des Mesocardpfeilers.

Der Embryo E mit 9 Urwirbeln (Taf. XXII Fig. 26—35) ist gegenüber D nur wenig weiter entwickelt, der Vorderdarm 1060 μ, die Ectodermtasche 340 μ lang. Die beiden Cölomhöhlen und die primitiven Herzwülste haben sich, abgesehen davon, daß sie wieder etwas in die Länge gewachsen sind, kaum verändert. Das Gesamtmesoderm des 700 μ langen Prothorax ist transversal gedehnt, so daß sein Umriß auf den Querschnitten einem niedrig-breiten Dreiecke gleicht. Dasselbe gilt für die Parietalhöhlen. Sie erscheinen niedriger, weil sie sich lateral ausdehnen, sie sind aber in Wirklichkeit nicht niedriger geworden.

Neue Charaktere sind am Mesocardpfeiler aufgetreten; er besteht unverändert bloß noch dicht vor der Darmpforte, weiter oral dagegen ist er längs einer kurzen Strecke durchgerissen. Wenn man die Serie von der Darmpforte nach vorn liest, so trifft man den Pfeiler im Bereich der dick angeschwollenen Dottervenen (Fig. 35, 34) und zwei Schnitte weiter vorwärts gut erhalten (Fig. 33, 32, 31), aber dann ist er auf einer Strecke von 220 μ (= 11 Schnitte) zerstört (Fig. 30, 29). Die drei hinteren Schnitte = 60 μ (Fig. 30) lassen einen Rest des Pfeilers in der Mitte der ventralen Wand des jetzt einheitlichen Cöloms als kleine Spitze erkennen, während auf den vorderen acht Schnitten = 160 μ, wie Fig. 29 zeigt, der Durchbruch vollendet ist. Vor diesen Schnitten besteht der Pfeiler noch, freilich nicht schmal, sondern breit, d. h. von dreieckigem Querschnitt, weil ihm die Ectodermtasche eingelagert ist (Fig. 28, 27). Der Schwund des Mesocardpfeilers tritt also von der Mitte der Cardialwülste nach vorn und nach hinten ein. Durch die Bildung eines Loches im Mesocardpfeiler ist ein weiterer Schritt zur Entfaltung und Ausgestaltung der Herzwülste gegeben. Denn damit wird eine Kommunikation der bisher streng voneinander getrennten Parietalhöhlen der rechten und linken Körperhälfte und die Möglichkeit geschaffen, daß die paarigen, in verschiedene Cölomräume

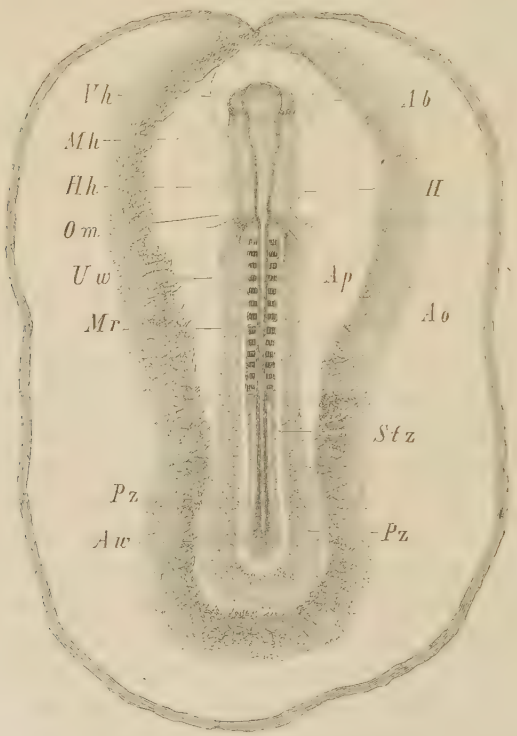
schauenden Cardialwülste zur Bildung eines einheitlichen Herzens modelliert werden. Die Cardialwülste tragen noch die Merkmale ihrer bilateralen Entstehung an der Wand der rechten und linken Parietalhöhle nicht bloß dort (Fig. 34—31), wo der Mesocardpfeiler besteht, sondern auch in der Gegend, wo er bereits gerissen ist (Fig. 30, 29); denn hier erinnert die mediane Furche zwischen beiden Wülsten an die Scheidung ihres Mutterbodens. In der dorsalen Flächenansicht der Keimscheibe können die schmalen Cardialwülste nicht wahrgenommen werden, weil der breite Vorderdarm sie verdeckt. Bloß gegen die Darmpforte, d. h. gegen ihr Venenende, wo die beiden Venae omphalo-mesentericae ansetzen, sind sie breit und deshalb am Seitenrande der Darmpforte deutlich sichtbar.

III. Der unpaare Myocardschlauch in der einfachen Pericardhöhle.

Der Embryo F mit 10 Urwirbeln (Taf. XXII Fig. 36—44) ist in allen seinen Teilen weiter entwickelt. Am Vorderhirn ist die Seitenwölbung, welche das Zellenmaterial für die Augenblasen enthält, zu runden Buckeln geworden. Die dorsale Aufkrümmung des 1080 μ langen Vorderdarmes ist gemildert, der Querschnitt gleicht jetzt einem stumpfwinkligen V. Die Ectodermtasche ist seitlich kaum vergrößert (Fig. 26, 36, 37), sondern zeigt fast nur ein Längenwachstum, sie mißt jetzt 380 μ; trotzdem aber ist sie weiter von der vorderen Darmpforte entfernt, infolge der verhältnismäßig viel stärkeren Entwicklung des Mesoderms, bzw. der primitiven Herzanlage im Prothorax. Das hintere Ende der Ectodermtasche (Fig. 39) liegt 380 μ oral vor der Darmpforte (Fig. 44). Das Parietalcölom ist ansehnlich gewachsen, und zwar äußert sich jetzt die transversale Entfaltung, die wir oben (S. 409) für die Hauptmasse des Mesoderms feststellten. Auch in dorso-ventraler Richtung sind die Cölomhöhlen erweitert. Das Loch im Mesocardpfeiler (Fig. 42—38) hat sich bedeutend vergrößert, sowohl sagittal als ventral. Daher ist die Kommunikation der beiderseitigen Parietalhöhlen weit offen, so daß eigentlich ein einheitlicher Raum, die Pericardialhöhle, besteht. Beim Embryo E ist trotz der Durchlochung des Mesocardpfeilers die paarige Natur der Cardialwülste nicht aufgehoben. Beim Embryo F dagegen sind mit der Vergrößerung des Mesocardfensters die Formcharaktere, welche die gesonderte Anlage der Cardialwülste erkennen ließen, nämlich die laterale Wulstung nach rechts und links, sowie

eine mediane Furche oberhalb des Fensters mehr verwischt und die asymmetrische Entfaltung der Herzwülste eingeleitet. Daher springt hier (Fig. 41—38) ein einheitlicher, im Querschnitt schier kreisrunder und, körperlich gedacht, cylindrischer Cardialstrang in die Pericardhöhle vor. Derselbe zerfällt in drei Abschnitte: in den besonders seitlich stark aufgeblähten hinteren (Fig. 42), einen kräftig ent-

Fig. 19.



Embryo des Huhnes vom Ende des 2. Tages (4,27 mm lang) mit beiden Fruchthöfen. Vergr. 15/1. (Nach Kölliker.) *Ab* Augenblasen; *Ao* Area vasculosa; *Ap* Area pellucida; *Aw* Achsenwulst; *H* Herz *Hh* Hinterhirn; *Mh* Mittelhirn; *Mr* Medullarrohr; *Om* Vena omphalo-mesenterica; *Pz* Parietalzone; *Stz* Stammzone; *Uw* Urwirbel; *Vh* Vorderhirn.

wickelten langen mittleren (Fig. 41—39) und einen dünnen, kurzen vorderen Teil (Fig. 38), welche durch Einschnürungen gegeneinander abgesetzt sind.

Am hinteren Bezirke der Herzanlage vor der Darmpforte (Fig. 43, 42) beginnt auch das Mesocardium posterius zu entstehen. Während in den jüngeren Stadien die gesamte Herzanlage breit auf der ventralen Mesodermwand des Vorderdarmes aufsaß, ist hier eine

stärkere Abgrenzung erfolgt und ein dünnes, kurzes, dorsales Mesenterium gebildet (Fig. 43—41); in den Schnitten weiter oral bleibt die Wurzelstelle des Cardialstranges massiv, aber eine Abschnürung ist doch schon angedeutet (Fig. 40, 39). Noch weiter vorn im Bereich des vorderen Herzabschnittes fällt keine Veränderung gegen frühere Stadien auf.

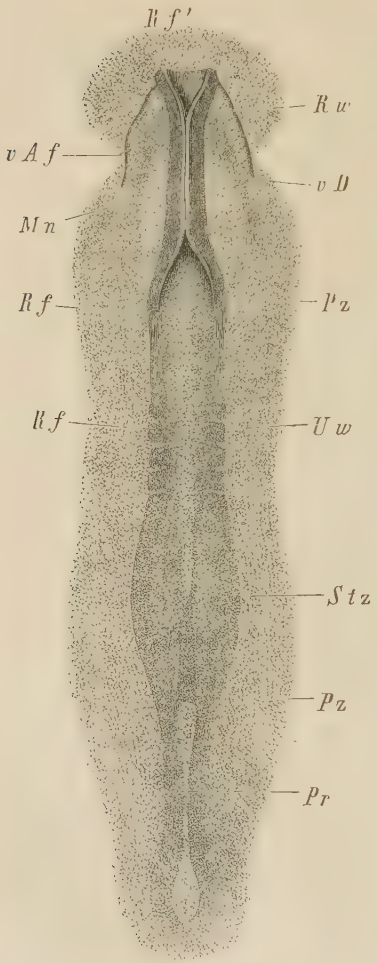
Der Embryo G mit 14 Urwirbeln (Taf. XXII Fig. 45—51), welcher ungefähr dem bei KÖLLIKER abgebildeten Embryo vom Ende des 2. Tages (Textfig. 19) entspricht, steht in der Phase des S-förmigen Herzschlauches und des Beginnes der Herztätigkeit, kommt also für die Streitfrage, ob das Herz durch Verwachsung der ventral unter dem Vorderdarm herabgezogenen Parietalzone entstehe, eigentlich nicht mehr in Betracht. Ich bespreche ihn daher nur ganz kurz. Besser als an der Flächenansicht erkennt man an den Querschnitten den Fortschritt der Keimesentwicklung. Während die Anlage des Prothorax bei allen jungen Embryonen niedrig und flach ist, macht sich hier ein intensives Höhenwachstum in ventro-dorsaler Richtung geltend. Die 840 μ lange Prothoraxzone springt dorso-konvex gewölbt über den exoembryonalen Amniochorionbezirk der Keimscheibe empor. Vorder-, Mittel- und Hinterhirn sind als geblähte Abschnitte durch Einschnürungen abgesetzt und die Augenblasen zu starker Wölbung gereift. Das Lumen des 1240 μ langen Vorderdarmes ist durch Ausgleichung der konvex eingedrückten Dorsalwand dreieckig erweitert. Die Masse des Mesoderms hat zugenommen. Das einheitliche Pericardcölom ist wesentlich niedriger, als bei den nächst jüngeren Embryonen. Durch den Schwund des Mesocardpfeilers ist dem Herzschlauche die Freiheit gegeben, sich nach rechts abzubiegen und schleifenartig in die Länge zu wachsen. Man kann das gut aus den Figuren herauslesen, wenn man sich Fig. 45—50 körperlich zusammengesetzt denkt. In Fig. 45 liegt das Herz median, in Fig. 46—48 lateral und in Fig. 49, 50 wieder medial. Das Mesocardium posterius erstreckt sich nun als schmaler Haltestreif vom hinteren bis zum vorderen Ende des mittleren Herzabschnittes: der vordere sitzt wie vorher und auch später breit auf seinem mesodermalen Boden auf.

Der Grund der Ectodermtasche ist von der vorderen Darmpforte 19 Schnitte = 380 μ entfernt. Die Tasche selbst ist in die Länge gestreckt (460 μ gegen 380 μ bei F), aber ihre Breite ist zurückgegangen.

IV. Die erste Anlage des Prothorax.

Der Embryo A mit 2 Urwirbeln (Taf. XXI Fig. 1—5), welcher etwas jünger als der von Kölliker abgebildete Embryo der 36. Brutstunde (Textfig. 20) ist, besitzt eine sehr kleine Kopfknospe, welche nur 380 μ über die flache Keimscheibe wie ein kurzer Zapfen vorragt und allseitig, d. h. dorsal, lateral und ventral vom Ectoderm umhüllt ist. Aus der flachen Keimscheibe strahlt die noch offene Medullarrinne und der komprimierte, dorsal aufgekrümmte Vorderdarm (Fig. 1). Beide Organe bilden samt einer schwachen Mesodermhülle die eigentliche Masse der Kopfknospe. Das wie eine flache Kappe über sie gezogene Ectoderm geht in das Ectoderm der Keimscheibe unter leiser Neigung über. Aber an der ventralen Grenze der Kopfknospe (Fig. 2) besteht eine Knickung des Ectoderm, wo es in das präcephale Ectoderm der Keimscheibe umschlägt (Grenzfalte, His). Ich will sie Kopfschwelle nennen, um jede für die Verwachsungstheorie präjudizierende Bezeichnung zu vermeiden. Dicht hinter ihr, höchstens 30 μ rückwärts, liegt die Darmpforte (Fig. 3), eine Stelle, wo die Entodermschicht der Vorderdarmbucht in das flach gebreitete Entoderm der Keimscheibe übergeht. Die Fig. 2 und 3 stellen zwei aufeinanderfolgende Schnitte im Bereich der vorderen Darm-

Fig. 20.



Embryonalanlage von 3 mm Länge eines 36 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. 39/1. (Nach Kölliker.) *Mn* Naht des Medullarrohres am Kopfe; *Pr* Primitivstreifen; *Pz* Parietalzone; R_f mittlerer Teil der sonst noch sehr flachen Rückenfurche; *Rf'* Rückenfurche, vorn offen; *Stz* Stammzone; *Uw* Urwirbel; *vAf* Ausgangsstelle der vorderen Amnionfalte vom Kopfe; *vD* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte.

pforte dar. Von ihr zieht die Vorderdarmbucht in das freie Kopfende 270 μ dorso-ventral komprimiert und halbmondförmig auf Querschnitten. Für unsere Erwägungen hat der Umstand am meisten Gewicht, daß die Darmpforte so außerordentlich nahe an der Kopfschwelle steht, daß hier die ⊃-förmig gebogenen Schichten des Ento- und Ectoderm einander tangierend verlaufen. Das Mesoderm steht zu beiden Seiten der Darmpforte mit je einer verhältnismäßig weiten Cölomhöhle an (Fig. 3, 4). Diese sendet oral vor die Darmpforte einen engen Ausläufer. An Fig. 3 und 4 kann man auf der linken Seite diese Verhältnisse leicht sehen. In Fig. 4 ist das Cölom einheitlich, in Fig. 3 haben wir das große laterale Cölom und das kleine mediale Kopfrumpfcölom; doch reicht dasselbe bloß 20 μ über die Pforte. In Fig. 5 ist das Cölom am größten, je weiter nach vorn, um so kleiner wird es.

Außer A habe ich noch zwei Embryonen von 3 und 4 Urwirbeln untersucht und wesentlich gleiche Verhältnisse gefunden.

Über die Bildung der Kopfknospe besteht keine Meinungsverschiedenheit. Alle Autoren, so sehr sie sich auch für das Zusammenwachsen und die mediane Verschmelzung der Seitenfalten in etwas späterer Embryonalzeit einsetzen mögen, sind darin einig, daß die Kopfknospe durch aktives Vorwachsen der Zellen am vorderen Keimscheibenrande entsteht. In gleicher Weise wird die kleine Blindbucht des Vorderdarmes durch aktive Ausstülpung einer schmalen Entodermzone entstehen. Zwei junge, von mir untersuchte Keimscheiben von 0 und 1 Urwirbel zeigen, daß die Vorderdarmbucht der Kopfknospe am ersten entsteht. Die Medullarrinne ist speziell bei der jüngeren Keimscheibe noch sehr seicht, es wird also zuerst der Rinnengrund angelegt, später wachsen die Seitenränder dorsal empor. Am Vorderdarm wachsen die Seitenbuchten auch etwas später dorsal gekrümmt aufwärts.

An drei Embryonen mit 5 Urwirbeln (Stadium B, Taf. XXI Fig. 6—11) ragt die Kopfknospe 420—520 μ frei über die Keimscheibe hinaus. Sie ist schon viel weiter entwickelt; daher sind nun zwei Zonen am vorderen Embryonalende zu unterscheiden: 1. der frei vorspringende Kopfzapfen, 2. der zunächst noch flach ausgebreitete, in der Ebene der Keimscheibe liegende Abschnitt, der durch die Darmpforte caudal und durch den Sattel zur rechten und linken Seite der freien Kopfknospe begrenzt ist. Dieser Abschnitt stellt die Gesamtanlage aller Organe der späteren Hals- und Brustgegend vor, daher werde ich ihn trotz seiner Kleinheit Prothorax

nennen. In diesem Stadium bildet er einen integrierenden Bestandteil der Keimscheibe selbst und einen starken Gegensatz zur freien Kopfknospe. Er kann als eine Übergangszone angesehen werden, welche sowohl die Kontinuität der achsialen Keimscheibenorgane (Medullarrohr und Chorda) als auch den Zusammenhang mit dem Mesoderm der Abdominal-, d. h. Urwirbel- und Seitenplattenregion sichert. Solch eine intermediäre Zone muß immer entstehen, wenn aus flach gebreiteten Zellschichten ein Zapfen hervorgetrieben wird. Daher kann man sie auch an den jungen Keimscheiben konstatieren. Nur bedarf es besonderer Aufmerksamkeit, man muß durch andre Beobachtungen angeregt worden sein, diese Verhältnisse zu überdenken und an den wirklichen Präparaten zu untersuchen.

Ich habe oben bereits hingewiesen, daß in der Höhe der Darmschwelle das von der ectodermalen Kopfkappe umschlossene Mesoderm gewissermaßen rechts und links in die Embryonalscheibe hinausflutet oder umgekehrt, daß von den symmetrischen Mesodermlappen zwei schmale Flanken in die Kopfknospe reichen. Bei den nun in Rede stehenden Keimscheiben ist die Zwischenzone voluminöser geworden, daher sind mehr Einzelheiten zu beobachten. Am meisten interessiert die Tatsache, daß die beiderseitigen Cölomhöhlen über die Darmschwelle auf etwa 140 μ oral in das Mesoderm des Prothorax reichen. Die Lichtung des Cöloms erstreckt sich hauptsächlich transversal, sie liegt sowohl in der durch je eine sagittale Längsfurche im Ectoderm abgesteckten Region des embryonalen Prothorax, als auch in dem anstoßenden amniogenen Hofe der Keimscheibe und besitzt schon die wesentlichen Charaktere der Parietalhöhle. Das Cölom im Prothorax hat sich (Fig. 8—10) so erweitert, daß die angrenzenden, epithelial geordneten Zellen des parietalen Mesoderm an der ventralen Wand des Vorderdarmes parallel dessen Entodermschicht stehen und einen äußeren, wenn man so sagen darf, konzentrischen Mantel derselben darstellen, welcher die Wandkrümmung des Vorderdarmes an der medialen Wand der Parietalhöhle nachklingen läßt. Während früher (Embryo A) die ventrale Wand der Darmbucht noch frei von Mesodermzellen war, ist sie jetzt von Mesodermzellen bedeckt. Damit ist der Zustand hergestellt, welcher allen Forschern seit His bekannt und der Grund war, weshalb man eine Verwachsung annehmen zu müssen glaubte. Ich bin gegenteiliger Meinung aus folgenden Gründen geworden. Das hauptsächlichste Moment für meine Entscheidung ist der Mangel jeglicher Verwachsungsnaht. Man mag die Schnittserien

prüfen, so genau man will: an keinem Schnitte begegnet einem der wirkliche Zusammenhang zwischen dem Entoderm des Darmes und der Dotterfläche der Keimscheibe als Naht. Außerdem ist auf die ganze Länge des Prothorax bis zur Darmpforte die flache Ectodermtasche wahrzunehmen, welche ventral unter dem Vorderdarm, dorsal über dem Dotterentoderm liegt. Sie ist also gerade an jener Stelle zwischen zwei dorso-ventral übereinander streichenden Entodermschichten eingekeilt, wo die entodermale Verwachsungsnaht ziehen müßte, wenn die sagittale Längenzunahme des Vorderdarmes und die Bildung der Prothoraxzone durch Verschmelzung lateraler Grenzfalten erfolgen würde. Die Ectodermtasche breitet sich an manchen Schnitten (Fig. 7, 8) fast ebensoweit quer unterhalb des Vorderdarmes, wie dieser selbst (nach hinten verschmälert sie sich etwas). Ihre lateralen Kanten werden von den medialen Wänden der beiden Parietalhöhlen ebenso bedeckt, wie die ventro-lateralen Wandstrecken der Vorderdarmbucht. Sie schieben sich also zwischen die rechten und linken Mesodermmassen, so daß man im Widerspruche zur herrschenden Lehre geradezu behaupten muß, die Ectodermtasche ist das stärkste Hindernis gegen jedes Verwachsungsbestreben im Prothorax. Es fragt sich nun, wie die Ectodermtasche entstanden ist, mangels ausreichenden Materials kann ich darüber bloß Vermutungen aussprechen. Aber ich denke mir, daß jeder hypothetische Erklärungsversuch auf jenem jüngeren Zustande basieren muß, wo (Embryo A) die Kopf- und Darmschwelle einander direkt berühren. Auch bei den in Rede stehenden Embryonen ist das gleiche Verhalten zu konstatieren; denn es stoßen die Entodermzellen der Darmschwelle und die Ectodermzellen der Ectodermtasche dicht zusammen, bloß mit dem Unterschiede, daß die Berührungszone beim Embryo A breit bügelförmig war, während jetzt der enge Caudalzipfel der nach hinten verschmälerten Ectodermtasche an das Entoderm stößt. In Erwägung dieser Verhältnisse dünkt es mir wahrscheinlich, daß die intime Nachbarschaft von Kopf- und Darmschwelle für die jungen Embryonalstadien eine durchgreifende Gesetzmäßigkeit bedeutet. Da ich keine Verwachsungsnaht im Entoderm beobachten konnte, stelle ich mir vor, die Darmschwelle sei verhältnismäßig unverändert geblieben, während die Entwicklung der Keimscheibe aus dem Stadium A in das Stadium B weiter eilte: sie ist also ein relativ fester Punkt, auf welchen man die übrigen Vorgänge messend beziehen kann. Die Bildung der prothoracalen Zone muß nach meiner Voraussetzung als ein vor der Darmpforte

spielender Prozeß aufgefaßt werden. An ihm sind natürlich alle drei Keimblätter beteiligt. Es muß ein sagittales Wachstum des Medullarrohres, der Chorda, der Vorderdarmbucht erfolgt sein. Das läßt sich aus den auf die Darmschwelle bezogenen Längenmaßen der Achsialorgane ablesen. Direkt sichtbar ist das Wachstum an den Querschnittsbildern des prothoracalen Mesoderms (Fig. 2, 7—10), weil das Parietalcölom zu beiden Seiten des Vorderdarmes und der Ectodermtasche, sowie die sagittale Länge dieser Mesodermmodellierung einen neuen morphologischen Charakter in die vorher einfache und winzige Zone der Darm-Kopfschwellengegend einführt. Freilich muß ich weiter annehmen, daß die Ectodermzellen an der ⊃-förmig gebogenen Kopfschwelle zugleich mit dem Mesoderm der intermediären Zone durch lebhafte Teilungen das Material zur Bildung der Ectodermtasche erzeugten, welches sich so zwischen die vorhandenen Zellen einfügt, daß eine sagittale Streckung der ectodermalen Kopfschwelle, bzw. ihre morphologische Formentwicklung zur proamniotischen Tasche unterhalb des gleichfalls sagittal verlängerten Vorderdarmes und der angrenzenden Mesodermmasse erfolgte. Ich halte jedoch diese Vorstellung für einen besseren Ausdruck der tatsächlich zu beobachtenden Verhältnisse, als die von His zuerst geäußerte Ansicht. Jedenfalls zeigen mir die drei Serien durch die Embryonen des Stadiums B, daß die Zahl der Schnitte, welche die Prothoraxzone und das Parietalcölom vor der Darmschwelle treffen, größer wird, in einem Falle sind es acht, in den andern neun und 14 Schnitte von der Dicke $= 20\ \mu$.

V. Kritische Erörterungen.

Die eben berichteten Tatsachen haben mich von der herrschenden Lehre abwendig gemacht; denn sie bestätigen durchaus nicht, daß der Embryonalkörper durch »Abschnürung« mittels einer elliptischen Grenzfalte, bzw. der vier Teilstücke derselben geschaffen wird. Wenn man die Schnittserien (Taf. XXI, XXII) unbefangen durchmustert und den anatomischen Zusammenhang der jungen und älteren Stadien erwägt, so muß man mit mir zu dem Ergebnisse gelangen: weder die hufeisenförmige Kopffalte, noch die seitlichen Verlängerungen derselben, die zwei Lateralfalten, sind wirklich nachzuweisen. Unbestreitbar bleibt lediglich die Tatsache, daß die Kopfknospe frei über die Keimscheibe emporragt; die Entstehung und Fortbildung der Kopfknospe ist jedoch nicht

auf die Tätigkeit abschnürender Falten, sondern auf starke Wachstumsenergie der Zellen im Bereich des vorderen Abschnittes der Embryonalanlage zurückzuführen.

Die Querschnitte lehren ferner, daß die für die herrschende Lehre wichtigsten Seitenfalten am rechten und linken Rande der Keimscheibe fehlen. Hier spielt also gar kein Abschnürungsvorgang, im Gegenteil, die Parietalzone liegt ungefaltet auf der Oberfläche des Dotters. Sie unterscheidet sich von der Kopfknospe durch die Fortsetzung der Keimblätter in den amniogenen Hof und von der Urwirbelregion durch stärkere Entwicklung des Parietalcöloms. Ich habe sie »Prothorax« genannt, um durch den neuen Namen ihre morphologische Eigenart auszusprechen. Jetzt hebe ich hervor, daß gerade ihre Eigenschaften es direkt verbieten, die Existenz und Wirksamkeit seitlicher Falten zu behaupten.

Die vordere Grenzfalte greift auch nicht so ein, wie His meinte. Unter der frei vorspringenden Kopfknospe ist zwar die Keimscheibe ein klein wenig konkav (gegen den Dotter konvex) eingesenkt, aber in jener Querschnittebene, wo die Kopfknospe in den flachen Prothorax übergeht, endet die flache Delle. Von hier dringt die dorsoventral komprimierte Ectodermtasche längs der ventralen Wand des Prothorax vor (Fig. 7—9, 14—15, 18—22, 26—29, 36—39, 45—47). Wollte man sie der alten Lehre zuliebe als vordere Grenzfalte bezeichnen, so liefern die Querschnitte von ihr doch ein ganz andres Bild, als nach Lektüre der Hisschen Darstellung (oben S. 381) zu erwarten wäre. Gegenbaur und Minot haben, trotzdem sie viel weniger Präparate gesehen, das Richtige geahnt. Das Kopfbruststück der Keimscheibe wird nicht durch die vordere Grenzfalte abgeschnürt, sondern entsteht durch plastische Vorgänge ganz andrer und komplizierterer Art. Das Auftreten und Wachstum der Ectodermnische ist die Vorbedingung dafür. Die in Taschenform angeordneten Zellen des äußeren Keimblattes bilden gewissermaßen den histogenetischen Grundstock, d. h. das Material, welches für die Entwicklung des künftigen Epidermisüberzuges der Halsbrustgegend bis zum Nabel, sowie des Kopfamnions bereitgestellt ist. Die Modellierung des Hals-Brustabschnittes wird durch die Ausgestaltung der Flachtasche, nicht durch eine caudal vordringende Hufeisenfalte, erreicht. Die von andern Autoren längst gesehene, jedoch in ihrer morphogenetischen Bedeutung verkannte Ectodermtasche der ventralen Prothoraxwand, welche eng zwischen Entoderm und Mesoderm eingekeilt ist, bildet nach meiner Ansicht den schärf-

sten Beweis gegen die Wahrheit des Hisschen Gedankenbildes. His konnte eben vor 40 Jahren nicht so viele Keimscheiben untersuchen, wie eigentlich notwendig gewesen, und war zu sehr von der anthropomorphen Vorstellung beherrscht, daß die plastische Gestaltung des Amniotenembryos den Faltungsvorgängen verglichen werden dürfe, mittels deren menschliche Arbeiter aus einem flachen, in vier Kappen zugeschnittenem Papierblatt ein verschließbares Briefkuvert herstellen. Von besonderem Gewichte erscheint mir ferner der Umstand, daß der Blindzipfel der Ectodermnische bei Embryo A (Fig. 2, 3) bis an die Darmpforte reicht und später von ihr mehr entfernt liegt. Das schließt die Annahme weiteren caudalen Vordringens der Grenzfalten entschieden aus.

Oben (S. 417, 418) habe ich die Ansicht vertreten, der größere Abstand zwischen dem spitzen Caudalzipfel der Ectodermtasche und der Darmpforte sei dem energischen Wachstum des parietalen Mesoderms gerade vor der Darmpforte zu danken, weil ich auf allen Serien die Anhaltspunkte für die von His und seiner Schule behauptete Verwachsung der Splanchnopleura zur Ventralwand des Vorderdarmes und die mediane Längsnaht der letzteren vermißte. Je länger ich mich in das Detail der Schnitte vertiefte, um so deutlicher hat sich mir die Darmnaht als ein theoretisches Postulat enthüllt, dem kein exakter Befund zur Seite steht. Was His in einer halbschematischen Figur (13 *b*, 1868, Taf. VIII, Fig. 1, 7) und O. Hertwig (12, 1906, S. 662, Fig. B) in einem schematischen Querschnitt als »Naht« u. A. Kölliker (Textfig. 13) als »Septum« bezeichnen und was Gräper letzthin (10, 1907, S. 391) noch so anschaulich in Worten beschrieben hat, trifft lediglich Tangentialschnitte durch den oralen Rand der Darmpforte an der hinteren Mediangrenze der Parietalzone. Da alle Autoren mit His eine Verwachsung des Darmes von vorn nach hinten behaupten, analog dem Verschlusse der Medullarrinne, so müßte man doch, wenn ihre Schilderung wahr wäre, unter den jungen Embryonen mindestens mehrere Schnitte treffen, an welchen die »Mediannaht«, bzw. die mediane Annäherung und Berührung der Darmfalten ebenso deutlich wäre, wie man ihr am Medullarrohr unzweifelhaft begegnet. Auf meinen Serien habe ich solche Bilder aber nicht gesehen. Ich protestiere nicht leichtsinnig gegen das herrschende Dogma. Viele Monate hindurch haben wir, mein verehrter Lehrer Professor Fleischmann und ich, uns immer wieder mit starken Zweifeln geplagt und die Autorität der großen Embryologen gegen unsern negativen Be-

fund ins Feld geführt, bis eben nach genauer Prüfung der uns vorliegenden Schnitte kein andrer Ausweg als schroffer Widerspruch blieb. Die herrschende Vorstellung ist wohl zu entschuldigen, weil bisher niemand eine gleich vollständige Reihe jüngerer Keimscheiben untersucht hat, um die Übereinstimmung der Verwachsungslehre mit den wirklichen Tatsachen von neuem zu prüfen. Nur der Mangel an passenden Stadien und die relative Ärmlichkeit des embryologischen Materiales vor 30—40 Jahren kann die Ursache gewesen sein, weshalb so tüchtige Forscher wie His, Hensen, Kölliker samt ihren Schülern dem Irrtume anheimfielen. Man muß sich bloß darüber wundern, daß in den letzten Jahrzehnten, nachdem die Technik der Untersuchung vervollkommnet und die Notwendigkeit umfassenden Materiales an allen möglichen Beispielen längst erkannt war, niemand die heute selbstverständliche Forderung auch bei Studien über Herzentwicklung zu erfüllen suchte. Es sind zwar genug Abhandlungen darüber in den letzten Jahren geschrieben worden, aber aller Verfasser Augenmerk war auf Einzelheiten, speziell das Endothel gerichtet, während die allgemeine Vorstellung von dem plastischen Werte der Grenzfalten unangetastet blieb.

Auf Grund der mir vorliegenden, auf Taf. XXI, XXII im Auszuge mitgeteilten Schnittserien behaupte ich jetzt, daß der Prothorax durch energisches Wachstum des Mesoderms vor der Darmpforte sowie der andern hier liegenden Organe, nicht durch Verschluß des Darmpfortenrandes sagittal verlängert wird. Dieser Satz stimmt mit allen Schnittbildern und zwingt zu keiner unglaublichen Folgerung. Denn Mesoderm ist in jeder noch so kleinen Kopfknospe, wenngleich als geringe Menge, vorhanden, und da während der fortschreitenden Embryonalentwicklung die Masse der Mesodermzellen in viel stärkerem Grade als die Zellen des äußeren und inneren Keimblattes wächst, so bietet es nichts Auffallendes, wenn das Mesoderm des Prothorax gerade zwischen der Kopfknospe und der Darmpforte eine erhöhte Zunahme zeigt. Während die Mesodermzellen das Medullarrohr sowie den Vorderdarm gleich einem unpaaren Mantel umhüllen und auch ventral unter dem Entodermschlauche liegen, sind die Parietalhöhlen symmetrische Anlagen. Daher muß durch die Erweiterung des Cöloms im Prothorax, das lateral riesig aufgebläht wird, wie die Fig. 8—10, 14—16 lehren, ein Mesodermpfeiler zwischen beiden Höhlen erst entstehen und wegen der freien Ausgestaltung des Herzens wieder beseitigt werden. Wäre nicht das Denken aller Gelehrten in den letzten Jahrzehnten so stark von His,

Hensen, Kölliker beeinflußt worden, so brauchte man heutzutage nicht mehr für die nüchterne Beurteilung des Mesodermpfeilers zu plädieren. Denn die Querschnitte geben uns nach keiner Hinsicht das Recht, den Mesodermpfeiler als Verwachsungsprodukt zu betrachten. Noch weniger lassen sie uns mit der herrschenden Lehre annehmen, daß im Kerne des Mesocardpfeilers eine mediale, aus zusammengestoßenen Entodermzellen verschmolzene Doppelschicht vorhanden »gewesen sei«, welche durch Resorption der Entodermzellen geschwunden wäre. Wo wirklich eine Verwachsung getrennter Falten stattfindet, z. B. im Munddach bei der Vereinigung der Gaumenfalten, ist doch die »Naht« deutlich und ihre Spur lange Zeit während des allmählichen Schwundes vorhanden. An dem Mesocardpfeiler aber sind entsprechende Bilder niemals beobachtet worden. Alle Welt hat, weil man theoretisch davon überzeugt war, die Existenz des Entodermseptums geglaubt, ohne es jemals gesehen zu haben. Den Anhängern der Verwachsungstheorie bliebe nach allen bisher angeführten Gegengründen noch der Ausweg, zu erklären, die Rückbildung des Entodermseptums finde sogleich nach dem Zusammenstoß der beiden Entodermschichten statt und zwar so rasch, daß kurze Augenblicke, nachdem die Zellen des inneren Keimblattes einander median berührt hätten, die Zerstörung der mit dem Schlusse des Vorderdarmes überflüssig gewordenen Elemente erfolge. Es lohnt sich jedoch nicht, diese Ausrede zu bekämpfen. Da der Mesodermpfeiler so innig mit der dreieckigen Mesodermmasse um Medulla bzw. Gehirn und Darm zusammenhängt, müßten von den Anhängern der bisherigen Lehre viel zwingendere Beweise angeführt werden, als die einfache Behauptung des Verschmelzens.

Das V-förmige Querschnittsbild des Darmes scheint zwar mit dem Zusammenrücken lateraler Falten zu stimmen, allein deshalb muß doch der rinnenartig aufgebogene Schlauch des Vorderdarmes nicht gerade so entstanden sein. Wenn vielmehr His und mit ihm alle, welche die Vorgänge aus eigener Anschauung beurteilen, zuzugeben gezwungen sind, daß die vorderste Blindbucht des Darmes ohne Hilfe seitlicher Falten entsteht, infolgedessen keine Naht besitzt, so kann man sich auch an den Gedanken gewöhnen, daß die Längenzunahme des Vorderdarmes nicht durch die Wirksamkeit seitlicher Falten erzeugt wird. Es bereitet uns ja ebensowenig Schwierigkeit, anzuerkennen, daß das spätere Längenwachstum des Vorderdarmes, d. h. des Pharynx und Oesophagus, nachdem der S-förmige Herzschlauch in Tätigkeit getreten ist, durch eigene

Wachstumsenergie des geschlossenen Darmrohres und zwar sowohl der Entoderm- als der Mesodermzellen erfolgt. Ich halte die gleiche Vorstellung fest, wenn ich aus den Schnittbildern der Taf. XXI, XXII die Verlängerung des Vorderdarmes bei jungen Keimscheiben von 5—14 Urwirbeln durch aktives Wachstum der einmal vorhandenen Blindbucht ableite.

Die oben entworfene Schilderung der frühen Herzanlage schließt das Zusammenschieben getrennter Herzhälften unter allen Umständen aus. Ehe überhaupt die Cardialwülste stärker entwickelt werden, ist der Mesocardpfeiler zwischen beiden Parietalhöhlen aufgerichtet. An seiner rechten bzw. linken Seite wird ein kleiner Abschnitt des epithelial geordneten Mesoderms gegen die Parietalhöhle vorgewulstet und im Innern desselben treten die Herzendothelstränge auf. Die Serien beweisen schlagend, daß der Phase der paarigen Cardialwülste nicht der hypothetische Zustand zusammenwachsender Darmfalten vorausgegangen ist, welche in ihren Firsten die Herzanlagen ventral unter den Darm zur Verschmelzung geschoben hätten. Gerade umgekehrt ist vor dem Auftreten der Cardialwülste das sagittale Wachstum des Prothorax, besonders seines Mesoderms und der Parietalhöhlen erfolgt, so daß der Mesocardpfeiler erzeugt wurde. Bisher hat man den paarigen Charakter der Cardialwülste im Sinne der Verwachsungslehre stärker betont, weil man mehr daran dachte, daß die beiden Wülste in die getrennten Räume der rechten und linken Parietalhöhle einragen. Ich jedoch halte den Mesodermpfeiler für das wichtigere Moment, weil er schon bei Embryo C (Fig. 14, 15) angelegt ist. Deshalb erscheinen mir die Cardialwülste bloß als bilaterale Differenzierungen an dem medianen Pfeiler des Prothorax, d. h. als laterale Ausbuckelungen eines einheitlichen Abschnittes (Embryo D, Fig. 19—24); damit ist der Gedanke an frühere Verwachsung ausgeschlossen.

Die weitere Ausbildung des Herzens (Schnittreihen E, F, G) bietet ohnehin keinen Anlaß, an die Verschweißung paariger Hälften zu denken, weil sie bloß eine Fortentwicklung der am Mesocardpfeiler aufgetretenen und stetig verlängerten Herzwülste bedeutet. Durch das Einreißen des Pfeilers und die Kommunikation der beiden Parietalhöhlen wird der symmetrische Charakter der ursprünglichen Anlage etwas verwischt, dagegen ihre Herkunft aus einem einheitlichen Mutterboden, nämlich dem zwischen beiden Parietalhöhlen von vornherein eingezogenen Mesoderm, zu größerer Deutlichkeit gebracht, indem der einfache Herzschlauch (Serie F) aller Welt offen-

bar wird. Also wird eigentlich ein Paar symmetrischer Wülste, die an einer medianen Zellmasse auftreten und ein Doppelgesicht zeigen, weil sie in die seitlichen Parietalhöhlen schauen, zu einem einfachen Wulste fortentwickelt.

Es läßt sich freilich einwenden, daß man solche Querschnittbilder, wie sie die Theorie verlangt, zu Dutzenden sehen könne. Man kann auch auf meine Fig. 17, 25, 35, 44, 51 verweisen, wo die Splanchnopleura wie eine Falte abwärts gebogen ist und einen Teil der Herzanlage umschließt. Diesen Einwurf wird jedoch nur derjenige aufrecht halten wollen, der die Serien schlecht gelesen hat; denn alle Schnitte, welche als Beweise für die Verwachsung getrennter Herzhälften angeführt wurden, treffen lediglich das hintere Ende des Herzens, bzw. den Rand der Darmpforte! Der bisher begangene Fehler liegt nicht in der Beobachtung selbst; die Schnittbilder sehen in der Tat so aus, als ob schwache Falten ventral vordringen wollten, um das Darmlumen abzuschließen. Wenn das wirklich zuträfe, müßten auch die Herzanlagen ventral zur Berührung kommen. — Der Fehler liegt ausschließlich in der Deutung der Querschnitte durch das, was man theoretisch dem gesehenen Schnittbilde hinzufügte, nämlich die feste Überzeugung, daß der vermutete Prozeß wirklich ablaufe; dafür ist jedoch bis heute kein zwingender Beweis erbracht worden. Ich darf schroff die Behauptung entgegenstellen, daß der Rand der vorderen Darmpforte sich ganz unwesentlich nach Form und Lage verändert, und daß alle Schnittbilder der offenen Darmrinne, die man als Beweis für eine Verwachsung angesehen hat, der Umbilicalregion des Embryo entnommen sind, also einer Gegend, die nichts mit der Brusthöhle und noch viel weniger mit dem Herzen zu tun hat; man hat also Schnitte aus topographisch verschiedenen Gebieten irrtümlich zusammengeworfen.

Auf eine andre Schwierigkeit der alten Lehre will ich kurz hinweisen. Würde das Herz durch Verwachsung getrennter Anlagen entstehen, so müßten die Herzabschnitte nacheinander in der Richtung von vorn nach hinten, vorerst der Bulbus, dann Kammer und Vorkammer, endlich der Venenabschnitt angelegt werden, und die früher gebildeten Partien müßten die weiteste Differenzierung gegenüber den späteren Teilen aufweisen. Diese Folgerung wird durch die Präparate gar nicht bestätigt. Denn die Schnitte zeigen augenfällig, daß die stärkste Ausbildung der Herzanlage stets in der Nähe der Darmpforte, d. h. am hintersten Abschnitt, der mit den Dottervenen zusammenhängt, getroffen wird, während die Cardialwülste oral

noch sehr wenig ausgeprägt sind. Die objektiven Befunde lauten also der Theorie durchweg ungünstig. Man kann sich nach den Querschnitten gar nicht vorstellen, wie der Herzschlauch durch Verschmelzung lateraler Anlagen sagittal verlängert werden sollte, da gerade das Venenende der Herzanlage als der älteste Teil anerkannt werden muß, was im Hinblick auf den rasch anhebenden Dotterkreislauf begreiflich ist. Dasselbe muß daher auch der relativ feste Punkt der Herzanlage sein. So führt unsre Überlegung zu der oben ausgesprochenen Ansicht zurück, daß die Gegend des Darmpfortenrandes relativ am wenigsten verändert wird, anstatt durch den Faltenschluß immer mehr caudal verlagert zu werden. Je länger ich über das bisherige Dogma nachdenke, desto mehr wird mir klar, daß mit dem Glauben an Verlagerung und Verschiebung während des embryonalen Geschehens, überhaupt mit der rohen mechanischen Auffassung ein arger Mißbrauch getrieben wurde.

Den Vorschlag, die Gegend der Darmpforte, d. h. die caudale Grenze des Prothorax als relativ festen Punkt einzuschätzen, kann ich noch durch andre Gründe rechtfertigen. Auch Chorda und Rückenmark erreichen hier schneller einen besseren Grad der Entwicklung. Die Chorda beginnt an der Darmpforte sich zum Strange umzubilden, während ihre Zellen in der Kopfknospe noch ganz flach ausgebreitet liegen. Ebenso ist die Medullarrinne im Bereich der Darmpforte früher geschlossen als in der Kopfknospe.

Die Experimente von Gräper (10) haben, wie mir scheint, auch keinen Beweis für die Hissche Lehre gebracht. Nach seiner eignen Aussage mißglückten alle Versuche, die Vereinigung beider Herzanlagen zu hindern. Daher suchte er die ersten Gefäßanlagen bzw. die Bildung einer Herzhälfte zu unterdrücken und beobachtete die Weiterbildung der andern Hälfte. Für eine Versuchsreihe (Embryonen *A*, *C*, *D*, *E*, *G*, *H*) gibt er an, auf der unverletzten Seite eine kräftige, mit starker Mesodermschicht umgebene Herzhälfte (*A*) — ein prächtiges Herz von normaler Größe mit stark Sförmiger Krümmung (*G*) — ein einseitiges Herz mit noch stärkerer SKrümmung (*H*) — ein Herz mit vollständig geschlossener cylinderförmiger Mesodermhülle (*G*) — eine kümmerliche Herzhälfte (*E*) — links ein schön entwickeltes Herz, rechts eine ähnliche Erweiterung, die nichts mit einem Herzen zu tun hat (*C*), gefunden zu haben. Daraus schließt er, daß eine Herzhälfte oder eine Vena omphalo-mesenterica zur Bildung eines ganzen Herzens genüge. Dem Leser seiner Abhandlung ist es jedoch unmöglich, diese Folgerung zu prüfen, weil

die von Gräper abgebildeten Schnitte (10, Taf. XI Fig. 20, 21, 23, 25, 27) nur die Gegend der Darmpforte, also das hintere Herzende beziehungsweise den Beginn der Dottervenen treffen.

In einer zweiten Versuchsreihe (Embryonen *AA*, *BB*, *DD*, *EE*, *GG*, *HH*, *JJ*) wollte Gräper durch Druck von obenher die Vereinigung der beiden Herzanlagen verhindern. Er bemerkte in einem Falle (*AA*) seitlich und etwas nach hinten vom Kopfe zwei blasenförmige Gebilde, die er zweifellos für Herzen ansprach — in zwei andern Fällen (*BB*, *DD*) die beiden Herzen vorn und seitlich vom Kopfe besonders schön entwickelt — in zwei weiteren Fällen (*EE*, *HH*) die Vorhöfe und Ventrikel und Aortenstämme vollständig getrennt — die beiden Herzen (*JJ*) sehr gut aussehend — die beiden vollständig voneinander getrennten Herzen (*GG*) sehr schön entwickelt, etwa von der Größe eines normalen Herzens mit Sförmiger Krümmung. Die hierfür abgebildeten Schnitte lassen jedoch wieder kein bestimmtes Urteil zu. Ich habe aus der sorgfältigen Lektüre seiner Abhandlung den Eindruck gewonnen, daß seine künstlich erzeugten Mißbildungen wohl Störungen des normalen Verlaufes dartun, aber nicht geeignet sind, den Vorgang der Herzbildung deutlicher zu demonstrieren, als es die Untersuchung normaler Keimscheiben erlaubt. Insbesondere scheint es mir, entgegen seiner Angabe in der Schlußzusammenfassung (10, S. 407, Satz 5) nicht möglich, die Vereinigung der Herzanlage dauernd zu verhindern und so Embryonen mit zwei Herzen von gewöhnlicher Größe zu erhalten.

Ich habe auch ältere Embryonen untersucht, um die späteren Eigenschaften der Nabelspalte, jenes Umschlagsrandes, wo Ectoderm und somatisches Mesoderm in die Amnionfalten übergehen, kennen zu lernen, da allen Beobachtern seine Verkürzung in der Sagittalachse ein wichtiges Moment für die Verwachsung zu sein schien. Aber auch hier habe ich keinen Verschmelzungsprozeß wahrnehmen können; alle Änderungen sind vielmehr nur Umformungen des langgestreckten Nabelrandes in eine fast kreisrunde Form. Die Untersuchungen wurden an Taubenembryonen von 4—6 Tagen (vgl. 6, Taf. XXVII Fig. 429, Taf. XXXIV Fig. 522) ausgeführt, und zwar durch Rekonstruktionszeichnungen in Horizontalprojektion, so daß Längen- und Flächenmessungen möglich wurden. Solche können nicht unbedingt genau ausgeführt werden, weil die Umschlagsstellen des Amnion nicht immer scharf genug ausgeprägt sind. Die Längenmaße ergaben sich durch Zählung der Querschnitte unter Berücksichtigung ihrer Dicke. Die Flächenmessungen waren etwas umständlicher.

Bei 50facher Vergrößerung maß ich in meinen Querschnittsserien die Entfernung zwischen den beiden Amnionfalten und trug die gefundenen Werte unter Berücksichtigung der Schnittdicke auf Millimeterpapier ein. Um der wirklichen Form der Öffnung möglichst nahe zu kommen, legte ich die Halbierungspunkte des Transversalabstandes beider Amnionfalten auf eine Mittellinie, die ungefähr mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt. Dadurch erhielt ich die Umrißbilder (Fig. 52—58). Sie sind alle gleichgestellt, so daß die Medianebene des Nabels dem seitlichen Tafelrande parallel läuft. Ohne weiteres fallen die großen Kontraste auf, und es ist besonders die Abnahme der Längsachsen des Nabelrandes überraschend groß. Die auf die wirkliche Größe reduzierten Maße für die Längen sind folgende und nach dem Alter geordnet:

Embryo I = 3,825 mm (Fig. 52),
- II = 3,760 - (Fig. 53, 58),
- III = 2,825 - (Fig. 54),
- IV = 1,000 - (Fig. 55),
- V = 0,960 - (Fig. 56),
- VI = 1,320 - (Fig. 57).

Die Zahlenreihe mit ihrem rapiden Fallen bei zunehmendem Alter drückt aus, daß der Nabelspalt in der Tat kürzer wird, je mehr das Alter steigt, und scheint zuerst für die Verwachsung der Nabelränder längs der Sagittalebene zu sprechen. Aber das Urteil lautet anders, sobald wir statt der Form des Körperrandes, bzw. des Maßes seiner größten Sagittaldistanz die eingeschlossene Fläche berechnen.

Wer überhaupt über den Nabel bestimmte Behauptungen aufstellen will, muß sich klar machen, daß der Umschlagsrand des Amnion eine geschlossene Kurve ist. Zur Bewertung derselben kann man entweder die Längs- und Querdurchmesser berücksichtigen oder die ideale Ebene, welche man in den Nabelumfang eingeschoben denkt. Für unsern Zweck empfiehlt sich die zweite Methode. Die Flächenmaße der gedachten Hilfsebene sind auf die Maße des Embryos reduziert folgende:

Embryo I = 1,6552 = 1,66 mm^2 (Fig. 52),
- II = 1,7528 = 1,75 - (Fig. 53, 58),
- III = 1,7488 = 1,75 - (Fig. 54),
- IV = 1,4592 = 1,46 - (Fig. 55),

Embryo V = 1,5160 = 1,52 mm² (Fig. 56),
- VI = 1,5128 = 1,51 - (Fig. 57),
Durchschnittswert = 1,6075 = 1,61 -

Die Zahlen schwanken um den Durchschnittswert (1,61 mm²) in nicht sehr weiten Grenzen. Also betreffen die an Fig. 52—58 auf Taf. XXI auffallenden Verschiedenheiten des Amnionrandes nur Veränderungen des Umrisses, aber nicht eine Verkleinerung der vom Körperrand umfaßten Öffnung. Das langgestreckte, annähernd rechteckige Feld (Fig. 52, 53) wird in ein kreisförmiges Feld (Fig. 57) von ungefähr gleichem Inhalt verwandelt. Es verändert sich daher der Umriß des Feldes. Eine Figur mit sehr großem Umfang wird in eine Figur mit dem kleinsten, überhaupt möglichen Umfang übergeführt, nämlich fast in einen Kreis, während die Öffnungsfläche des Nabels ungefähr gleich groß bleibt. Ich habe die Funktionen vom Umfang zum Flächeninhalt des Nabels in zwei Figuren (Taf. XXI Fig. 57, 58) durch punktierte Linien zum Ausdruck gebracht. In Fig. 58 habe ich gestrichelt das Rechteck eingezeichnet, das den gleichen Inhalt wie die längsoval umrandete Nabelpforte dieses Embryos hat, und ebenso in der Fig. 57 einen ausgezogenen Kreis einbeschrieben, dessen Inhalt gleich dem Nabelfelde dieses Embryo (Fig. 57) ist. Um die Größenähnlichkeit beider Felder überzeugend darzustellen, habe ich rechnerisch das Rechteck (Fig. 58) in eine Kreisfläche verwandelt und dessen Umriß gestrichelt in Fig. 57 angegeben. Dadurch muß jedem offenbar werden, daß die Veränderungen der Nabelform nicht durch Verwachsen der Ränder, sondern durch einen plastischen, vorderhand nicht genauer zu charakterisierenden Vorgang erfolgt.

Den merkwürdigen Sprung von der längsovalen zur querrundlichen Form des Nabelumrisses kann man sich an einem Experiment mit einem Gummischlauch veranschaulichen, in dessen Wand ein längsgerichteter Spalt nach Art des Nabelbildes (Fig. 53, 58) geschnitten wird. Wenn man den Schlauch zusammenbiegt, so wird die Längenachse des Spaltes verkürzt, je stärker die Krümmung steigt, bis schließlich der Breitendurchmesser die größte Ausdehnung zeigt. Es wäre denkbar, daß auch beim Embryo durch die spiralige Krümmung das Nabelflächenbild in der Länge verkürzt, in seiner Breite vergrößert wird. Die Hauptursache für die Differenz zwischen den einzelnen Werten aber ist durch das Wachstum der Allantois bedingt. Sehen wir uns die Flächenwerte für den Amnionnabel an,

so findet zuerst ein Steigen, dann ein Fallen und zum Schluß wieder ein Steigen statt. Im Stadium VI (Fig. 52) liegt die Allantois als kleine Blase in der embryonalen Leibeshöhle und dehnt die hinteren Amnionfalten weiter auseinander. In Stadium II (Fig. 53) füllt die Allantois die embryonale Leibeshöhle aus und trägt ebenfalls zur Vergrößerung des Amnionnabels bei; Wert II muß größer als I sein, weil die Allantois in II größer ist. Bei Embryo III (Fig. 54) fängt die Allantois an, in die außerembryonale Leibeshöhle hinauszutreten, daher III kleiner als II, wo die Allantois noch vollends in der Leibeshöhle liegt. Im Stadium IV (Fig. 55) ist die Allantois aus der embryonalen Leibeshöhle herausgetreten und steht nur durch den dünnen Urachus mit dem Enddarm in Verbindung. Daß der Urachus die Amnionfalten bedeutend weniger auseinanderhält, als die Allantois selbst, ist selbstverständlich. Der Wert IV muß daher kleiner sein als der Anfangswert (I), weil eine Bedingung, die zur Erweiterung des Nabelrandes beitrug, in diesem Stadium fortgefallen ist. Nach Stadium IV bekommen wir aber wieder größere Werte, die in dem, wenn auch im Vergleich zu den andern Organen geringen Wachstum des Nabels, bzw. der dort austretenden Gefäße ihre Erklärung finden. Zugleich wird eine Abrundung des Nabelumrisses herbeigeführt, die bis zum Schluß der Entwicklung bleibt. Der Nabelrand wird an der Keimscheibe so lange verlängert, bis er sich vollständig ausgebildet hat. Dann hält seine Größenzunahme ein, und es beginnt an Stelle des Wachstums die Modellierung der Form: aus der jungen längsovalen Form der jungen Stadien wird die für größere Embryonen angemessene kreisrunde.

Nachdem ich der Falten- und Verwachsungstheorie die Armut an Beweisen dargelegt und durch eine fast lückenlos zusammenschließende Reihe von Querschnittsserien meine neue Auffassung bekräftigt habe, wird die »herrschende Lehre« hoffentlich beseitigt werden. Sie hat das Schicksal schon längst verdient, da sie ein Erbstück aus jener alten Zeit ist, als man die embryologischen Tatsachen noch nicht verstehen konnte, obwohl man sich sehr lebhaft für sie interessierte. Als eigentlicher Vater derselben darf wohl J. F. Meckel bezeichnet werden. Er war das führende Haupt jener Schule, welche die Unmöglichkeit direkter embryologischer Erfahrung durch das Studium der Mißbildungen aufzuwiegen glaubte. Zahlreich beobachtete Fälle von Spaltung der vorderen Körperhälfte ließen im Vereine mit dem Aussehen der flachen Keimscheibe keine andre Erklärung zu als die Annahme, daß die mediane

Verwachsung unterblieben sei. Meckel (20) hat seinen Standpunkt sehr schön dargelegt:

(20, S. 93—97.)

»Unter allen Mißbildungen, deren Wesen ein Stehenbleiben auf einer früher normalen Bildungsstufe ist, erinnern unstreitig die, welche in einer nicht vollkommenen Vereinigung der beiden seitlichen Körperhälften begründet sind, an den frühesten Zustand, indem anfänglich der Embryo nur zwei nebeneinanderliegende, sich einander bald nähernde, bald voneinanderbiegende Platten darstellt. Sowohl an der hinteren, als der vorderen Fläche des Körpers ist diese Bildung sehr deutlich und auch am oberen Ende desselben unverkennbar, da in den frühesten Perioden die ganze Brust- und Bauchhöhle vorn offen sind. — — —

Daß in der Tat die vordere Fläche des Körpers anfangs vollkommen fehlt, beweisen die Resultate der Beobachtungen über das bebrütete Hühnchen sowohl, als über die Embryonen der Säugetiere. Die Nabelöffnung, welche eben der noch nicht von Bauch und Brust eingenommene Raum ist, erstreckt sich bei dem ersteren am 2. Tage der Bebrütung nach oben bis zur Gegend des ersten Rückenwirbels, wo sich zugleich der Unterkiefer befindet, indem jetzt der Hals noch völlig fehlt. Dieser bildet sich erst um den 8. Tag. An der Stelle, wo sich die Nabelöffnung nach oben schließt, bildet sich auch das Amnion und biegt sich sogleich um den Vorderkopf des Embryos. Seitlich entsteht es an den vorderen Rändern der Wirbelsäule und schlägt sich auch hier augenblicklich um. Er nimmt also da seinen Anfang, wo die Brusthöhle entstehen sollte, und diese ist um diese Zeit noch nicht gebildet. Von der Bauchhöhle zeigt sich jetzt auf beiden Seiten nur ein kaum merkliches Rudiment in Gestalt einer schmalen, länglichen, gebogenen Platte, die mit dem Unterleibssacke, der eine weite, mit einer engen Öffnung versehene Höhle bildet, keine Ähnlichkeit hat, nach oben schmäler wird und in der Herzgegend ganz verschwindet. Noch beim 4tägigen Embryo ist die Höhle des Unterleibes, wo nicht größer, doch eben so groß als seine Öffnung, die Platten bilden mit ihren konkaven Flächen die Unterleibshöhle, mit ihrem Rande die Nabelöffnung. Noch entsprechen die Platten bloß der Lendengegend, indem sich von der Magen-, Nabel-, Unterbauch- und Beckengegend keine Spur findet. Die allmähliche Bildung des Unterleibes geschieht, indem sich die anfangs geraden Platten einander entgegen nach vorn und innen krümmen, ihre Ränder sich immer mehr zusammenziehen und verkürzen, während die Platten selbst zugleich stärker wachsen. Indem sie sich endlich von allen Seiten erreichen, wird die Unterleibshöhle geschlossen.

Die Brusthöhle bildet sich, indem die von den Rückenwirbeln auslaufende und als wahres Amnion umgeschlagene Membran sich so verlängert, daß sie an dieser Stelle bis zum Herzen herabsteigt und nicht, wie anfänglich, unmittelbar von der Wirbelsäule als Amnion umbiegt. — —

Unter allen Knochen des Körpers, die Hand- und Fußwurzelknochen ausgenommen, sind das Brustbein und die Schambeine die, welche am spätesten erscheinen. Nachdem sich die Darmbeine längst stark entwickelt haben, selbst nachdem die Sitzbeine schon eine Zeitlang erschienen sind, bilden sich erst die Schambeine, und, was sehr merkwürdig ist, von außen nach innen, so daß sie weit voneinander entfernt sind, erst allmählich einander entgegenrücken

und auch bei vollendeter Entwicklung in der Mittellinie des Körpers nur durch Bänder zusammengehalten werden. Noch später und langsamer entwickelt sich das Brustbein, das Wolff sehr schön die Narbe der ehemaligen Brustöffnung nennt. Anfangs erscheint es als ein im Verhältnis zu seiner geringen Höhe sehr breiter Knorpel, in dem sich erst im 4.—5. Monat einzelne, kaum merkliche Knochenkerne bilden, die weit voneinander entfernt stehen, auch um die Zeit der Geburt einander nicht erreichen und erst spät, häufig, vorzüglich bei Tieren, nie, zu einem Knochen verschmelzen.

Je nachdem die beiden Seitenhälften des Körpers entweder in ihrer ganzen Länge oder in einzelnen Gegenden in ihrer Entwicklung gehemmt werden, liegen entweder alle oder nur einige Organe mehr oder weniger frei; es gibt also, wenn ich mich so ausdrücken darf, verschiedene Stufen dieser Mißbildung in Hinsicht auf die Extensität. Außerdem aber variiert sie auch an Intensität. Auch der Grad des Bloßliegens der Organe ist nämlich nicht immer derselbe, indem sich bald weder die allgemeinen Bedeckungen noch die Muskeln, das Brustbein und die Rippen, die eigentümlichen und gemeinschaftlichen serösen Hüllen der Brust- und Unterleibsorgane entwickelt haben, bald nur einige dieser Organe fehlen.

Der ersterwähnte Zustand ist unstreitig der, welcher an die früheste Stufe erinnert; doch finden sich immer, auch wenn sich die Spaltung durch die Brust und die Unterleibshöhle erstreckt, Spuren einer Tendenz zur Bildung ihrer Wände, und häufig ist daher die Öffnung, ungeachtet fast alle Organe ganz unbedeckt liegen, nicht groß.«

Ein paar Jahre später (1817) schilderte Pander (23, S. 7), wie die Keimhaut des Hühnereies durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Tieres bildet.

»Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an der Keimhaut an und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mußten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hierauf geht sie in neue Falten über, welche im Gegensatze mit den ersten die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Fötus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlagen die Rede ist.«

Nach 25 Jahren hat K. E. von Baer (2) den Verwachsungsgedanken im Hinblick auf das Verhältnis zwischen Embryo und Dottersack sehr anschaulich dargestellt und als Abschnürung bezeichnet. Seine Worte (2, S. 45—46) lauten:

»Der Keim liegt, wie wir wissen, ursprünglich oben auf dem Dotter in Form einer Platte. Sie können sich diesen sehr einfachen Vorgang am besten versinnlichen, wenn Sie sich denken, vor Ihnen stünde die ursprüngliche Dotterkugel etwa tausendfach vergrößert, mithin als ein ziemlich ansehnlicher Sack, und Sie schnürten nun entweder durch Umfassen mit der Hand oder mit einem Bindfaden einen kleinen Teil des Sackes von dem übrigen viel größeren ab, jedoch nur soweit, daß die Höhlung beider Abschnitte noch durch eine Öffnung

miteinander verbunden blieben. Die größere Abteilung würde dann den Dottersack vorstellen, die kleinere den Embryo, und der offene Kanal aus einer Abteilung in die andere wäre der Nabel.

Diese bildliche Darstellung würde in der That die richtigste Vorstellung nicht nur von dem Verhältnisse des Embryo zum Dottersack geben, sondern auch ebenso einfach als wahr zeigen, wie sich das Verhältnis ausbildet. Gerade so wird in der Mitte des Keimes eine längliche Stelle zuvörderst gewölbter und dadurch von dem übrigen Keime abgegrenzt. Dann krümmt sich der Rand dieser Stelle nach unten und das ganze abgegrenzte Feld erhebt sich in Form eines Schildes. Während nun innerhalb dieses Schildes eine Menge anderer Veränderungen erfolgen, um den Embryo zu gestalten, neigt sich der Rand immer mehr nach unten und er verengt sich, bis er schon am 4. Tage nur noch einen länglichen Übergang aus dem Embryo in den Dottersack frei läßt. Es ist also der Vorgang ganz so, wie wir ihn am Sacke uns bildlich vorstellen, und es fehlt nichts als das Werkzeug für die Abschnürung, die Hand oder Bindfaden. Die Natur vollführt diese Operation ohne ein solches äußeres Hilfsmittel nach einer inneren Veränderung, die durch das Wort Abschnürung vollkommen bezeichnet wird.

Diese Urkunden zeigen, wie stark eigentlich in das Denken unsrer Tage die Vergangenheit mit ihren unzureichenden Beobachtungsmitteln hereinklingt. Möge meine Kritik nunmehr die Freunde der herrschenden Lehre bestimmen, mit uns einen neuen Weg zu beschreiten!

III. Der Prothorax der Katze.

I. Objektive Beobachtungen (Taf. XXIII).

Bei dem Embryo I mit 8 Urwirbeln ist die ganze Embryonalanlage flach ausgebreitet. Die Medullarrinne ist noch vollständig offen. Am Vorderende der Keimscheibe besteht ein ganz kleiner, etwa 120 μ langer Höcker, der das vordere Endstück der offenen Cerebralrinne enthält. Da der Vorderrandhöcker der einzige plastisch vorspringende Teil der jungen Keimblase ist, setzt er sich gegen seine Umgebung durch eine seichte, etwa halbmondförmige Talsenkung ab (Fig. 60). Die Bildung der Vorderdarmbucht ist nicht eingeleitet. Abgesehen von der geringfügigen Anlage der bald mächtiger entfalteten Kopfknospe liegen die Keimblätter und besonders das Entoderm im ganzen Bezirke der Keimscheibe ziemlich eben. Das Mesoderm ist noch eine so schwache Lage, daß die Medullarrinne das Entoderm ventral konvex ausbuchtet. Die Herzanlagen erscheinen in der einfachen Form und dem weiten Querabstand, wie sie von Hensen und Kölliker beschrieben wurden (Fig. 62, 63 und Textfig. 5). Das splanchnische Mesoderm ist gegen das Cölom wulstig verdickt und umschließt ein ganz feines Endothel-

rohr. Die Länge des Wulstes ist unbedeutend (380 μ). Das Cölom zieht als ganz enger, dorso-ventral abgeflachter Spalt beiderseitig im Mesoderm weiter, biegt sich vor der Keimscheibe gegen die Medianebene (Fig. 59—61) und fließt mit dem Spalte der andern Seite zusammen, so daß vor der seichten Taleinsenkung des Vorderrandhöckers sowohl das Mesoderm als das Cölom in Gestalt eines lateral etwas breiten, medial schmalen pericephalen Bügels ausgebildet ist. Das Entoderm ist dort, wo der Gefäßwulst ventral her in das Cölom hereinragt, etwas verdickt.

Ich habe noch acht Embryonen des gleichen Stadiums mit demselben Resultate untersucht.

Der Embryo II mit 9 Urwirbeln ist um einen bedeutenden Grad fortentwickelt. Trotz des Unterschiedes von einem Urwirbel mehr ist die Ausbildung der vorderen Keimscheibenregion so sehr vervollkommnet, daß die Beziehung des älteren Stadiums auf das jüngere nicht direkt erkannt werden kann. Ich schildere zunächst den objektiven Befund. Statt des einfachen Vorderrandhöckers trifft man eine scharf abgesetzte Kopfknospe, welche außer der noch nicht geschlossenen Cerebralrinne die Blindbucht des Vorderdarmes birgt. Die Länge der Kopfknospe beträgt 380 μ. Der Entodermsack ist dorso-ventral komprimiert und seine Wand zeigt im Querschnitt die Gestalt eines ganz flachen V. Nebenbei bemerkt, sind seine Zellen ganz anders angeordnet wie beim Hühnchen. Sie sind auch in der dorsalen Wand bis an die Chordaplatte stark entwickelt, während sie in der ventralen Wand median abflachen, also gerade an der Stelle, wo sie, wenn eine Darmnaht vorher bestanden hätte, am größten sein müßten (Fig. 64 und 65). Hinter der freien Kopfknospe folgt die Prothoraxzone, vorerst noch ganz flach gedrückt und dadurch ausgezeichnet, daß statt paariger Spalten das Cölom einen einheitlichen Raum darstellt (Fig. 64), der nach vorn und nach hinten zwei Fortsätze zeigt. Die vorderen gehen in das exoembryonale Gewebe seitlich vom Embryo und endigen sehr bald. Auch in der Talsenkung unter der Kopfknospe sieht man noch Mesoderm, doch reicht es nicht weit; denn unter der freien Kopfknospe liegt die mesodermfreie Zone der Keimblasenwand, die Anlage des Proamnions.

In das einheitliche Cölom der Prothoraxzone ragen von der dorsalen Wand die paarigen Cardialwülste herein (Fig. 64 und 65). Sie befinden sich in großem Querabstand, sind noch sehr kurz und ziehen zur Seite der Darmpforte als schwächere Wülste, wie im

Prothorax, weiter und verflachen (Fig. 66, 67, 81). Die vordersten Abschnitte der Cardialwülste verlieren sich nicht wie beim Hühnchen nach vorn in das Mesodermgewebe, sondern setzen sich scharf ab, so daß man auf den Querschnitten die abgetrennten Kuppen derselben frei im Cölom liegen sieht (Fig. 64 rechts, 81).

Drei Embryonen desselben Stadiums zeigen übereinstimmende Verhältnisse.

Der Embryo III mit 10 Urwirbeln trägt die Eigenschaften des vorhergehenden Stadiums größer und deutlicher ausgeprägt. Die Kopfknospe ragt 660 μ über die flache Keimscheibe vor. Das Medullarrohr ist durchweg geschlossen; am cerebralen Ende sind die Augenblasen schon gut ausgebildet; die Ohrgrübchen fangen gerade an, sich einzusenken. Am hinteren Ende des Embryo tritt die mondsichelförmige Falte des Rumpfamnion auf. Die Prothoraxzone wölbt sich dorsal in die Höhe (Fig. 68—72 gegen 64—67). Der einheitliche Raum des prothoracalen Cöloms ist im Gegensatz zum Hühnchen sehr niedrig wie in Stadium II und gegen den exoembryonalen Bezirk abgeschlossen. Statt der in weitem Querabstand befindlichen Herzwülste des vorigen Stadiums trifft man einen auffallend breiten und auch viel längeren Cardialwulst: Nach den Querschnitten (Fig. 68—73) beurteilt, ist er ein dorsaler, jedoch symmetrisch lateral ausladender Wulst. Unschwer kann man an ihm drei Abschnitte (Fig. 82) unterscheiden, die sich durch Seitenkerben, Größe und Gestalt wohl voneinander absetzen. An die Darmpforte grenzt der kurze und flache, auf seiner Ventralfläche etwas eingedrückte Venenabschnitt, der mit den Dottervenen zusammenhängt. Seine oral convergierenden Seitenkanten setzen ihn gegen den mittleren, ungefähr rechteckigen Teil des Cardialwulstes scharf ab (Fig. 72). Die mediane Einsenkung des Venenabschnittes erstreckt sich auch über diesen mittleren Teil (Fig. 72), wird aber (Fig. 70, 71) dadurch, daß die beiden Seitenpartien des Herzwulstes stärker median vorspringen, zu einer engen Rinne verschärft. Der vordere Teil des Cardialwulstes (Fig. 68—70) ist weniger transversal gedehnt und nicht mehr stark median gewölbt, so daß die enge Mittelrinne sich zum breiten Tal erweitert. Fig. 70 zeigt den großen Formunterschied des vorderen und mittleren Abschnittes augenfällig.

Von den drei Querschnitten ist der mittlere das hintere Ende des ersten Herzabschnittes und die beiden seitlichen sind Tangentialschnitte durch die beiden Kuppen des mittleren Abschnittes. Der Vorderdarm ist dorso-ventral komprimiert, aber weniger dorsal auf-

gekrümmt und mehr transversal entwickelt als beim Hühnchen, auch sind die Entodermzellen hier auf der ganzen Dorsalseite verdickt bis an die Chorda heran, während sie beim Hühnchen nur etwas dorsal bis zu den lateralen Winkeln des Vorderdarmes reichen; auch sind sie jetzt an der Ventralseite verdickt, im Gegensatz zu Embryo II. Im Vorderdarm haben sich schon zwei Kiementaschen gebildet (Fig. 68). An drei weiteren Serien habe ich dasselbe gesehen.

Der Embryo IV mit 13 Urwirbeln besitzt einen großen einheitlichen Herzschlauch, spielt also für unsre Betrachtung eigentlich keine Rolle mehr, daher folgt nur eine kurze Schilderung. Die Ausbildung der vorderen Körperhälfte ist sehr vervollkommnet. Das Gehirn der Kopfknospe und die Augenblasen sind kräftig entwickelt, die Gehörgrübchen gut angelegt (Fig. 75). Der Vorderdarm hat außer den beiden Kiementaschen, die bei Embryo III angelegt waren und jetzt sehr kräftig entwickelt sind, ein neues Paar gebildet (Fig. 75, 76). Der Prothorax ist sehr stark nach der Dorsalseite erhöht. Sein Cölom ist aus dem flachen, dorso-ventral zusammengedrückten Spaltraum in eine große sphärische Höhle mit gegen den Dottersack gerichteter Konkavität verwandelt worden, in welche das Herz von der dorsalen Wand herabhängt. Das Herz selbst zeigt auch hier eine Sonderung in drei Abschnitte (Fig. 83). Der die Darmpforte umfassende Venenabschnitt ist wie ein dreieckiger Keil gestaltet (Fig. 79), aber an dem Modellbilde (Fig. 83) wenig sichtbar, weil er von dem mittleren Teil des Herzschlauches verdeckt wird (Fig. 78, 79), der ventralwärts mächtig vorgewölbt ist. Die gekrümmte Wand desselben (Fig. 76—79) ist asymmetrisch hinten mehr nach rechts, vorn nach links entfaltet. Der vordere dicke, schlauchförmige Abschnitt ist nach rechts gedrängt (Fig. 75, 76, 83). Er sitzt breit seiner Unterlage auf; das Mesocardium posterius ist ein feines Band. Von diesem Stadium habe ich 10 weitere Embryonen untersucht.

II. Theoretische Erwägungen.

Die tatsächlichen Beobachtungen über die Entwicklung des Prothorax überraschen durch die Aufhellung des großen Unterschiedes zwischen den beiden Amniotengruppen. Bei den Vögeln (Huhn) finden wir anfangs weitgetrennte Parietalhöhlen und die primitiven Herzwülste ziemlich eng benachbart zu beiden Seiten des Mesocardpfeilers. Bei den Säugern (Katze) halten die beiden Parietalhöhlen einen großen Querabstand, sind aber durch einen unpaaren peri-

cephalen Bügel vereinigt, und die symmetrisch abständigen Herzwülste treten später in einer kurzen unpaaren Parietalhöhle unterhalb des Kopfdarmes auf; ein Mesocardpfeiler wird gar nicht gebildet. Diese Gegensätze erschweren es, den Gang der Herzentwicklung zu rekonstruieren, zumal das vorliegende Untersuchungsmaterial als lückenhaft getadelt werden muß. Ich will trotzdem den Versuch einer zusammenfassenden Formvorstellung wagen.

Der morphogenetische Zusammenhang der Stadien II—IV ist offenbar. Die Modelle zeigen, daß ein sagittales Wachstum des Prothorax stattfindet; dadurch wird die unpaare Parietalhöhle sagittal ausgedehnt und der Abstand der vorderen Darmpforte von der Talschwelle der Kopfknospe gesteigert. Die primitiven Cardialwülste erhalten die Möglichkeit, sich in die Länge zu strecken und an Breite zuzunehmen. Wenigstens kann man den Formzustand des Modells (Fig. 82) einfach auf das Modell (Fig. 81) beziehen, wenn man annimmt, daß ein medianer Streifen der epithelialen Parietalwand unterhalb des Vorderdarmes (Fig. 64) sich ventral herabbiegt. Dadurch müßten die anfangs weit abständigen Herzwülste nach der Medianebene zunehmen und endlich zusammenfließen. Meine Vermutung würde auch verständlich machen, warum kein Mesocardpfeiler gebildet wird; denn die zwischen Stadium II und III vermutete Verwischung der scharfen Trennungsfurche zwischen den Cardialwülsten vollzieht sich ja in der unpaaren Parietalhöhle. Die anschließenden, zum Stadium IV führenden Ereignisse bedeuten einen Modellierungsfortschritt der unpaaren Anlage zum kontraktilen, den frühen Kreislauf unterhaltenden Herzschlauch durch stärkere Auswölbung der medianen Wand, wodurch die mediane Kerbe (Fig. 81, 82) beseitigt wird (Fig. 83). Auf diese Weise ließen sich, wie mir scheint, die Stadien II—IV als fortlaufende Phasen des Herzbildungsprozesses einfach zusammenreimen.

Die Stadien II—IV gewähren keinen Anhalt für die bisher behauptete Verschmelzung der Herzhälften und bestärken unsre eben dargelegte Überzeugung. Weder die vordere Kopffalte noch ihre seitlichen Schenkel sind an den Querschnitten durch den Prothorax nachzuweisen. Die ganze Masse desselben bleibt ziemlich flach. Wenn man die Schnitte 64, 65, 68—72, 75—79 unbefangen vergleicht, so wird in Stadium III die dorso-ventrale Erhöhung der Medullardarmzone, im Stadium IV neben dem Fortschritte des dorsalen Emporwölbens die ventrale Erweiterung der Pericardhöhle samt Herzschlauch, aber keine Abschnürungsfalten kenntlich.

Obwohl das Mesocard nach den früheren Ausführungen für die Verwachsungstheorie nicht mehr beweiskräftig gelten kann, darf doch der schon KÖLLIKER aufgefallene Mangel desselben als Grund gegen die heute verbreitete Lehre angesehen werden. Endlich erwähne ich nochmals, daß ich keinem Querschnittsbilde begegnet bin, das zugunsten der Darmnaht gedeutet werden konnte. Beim Embryo II sind die Entodermzellen der ventralen Darmwand gerade median niedrig und in der Lateralrinne hoch, während man das Gegenteil erwarten sollte, wenn die Verwachsung der Splanchnopleurafalten wirklich erfolgen würde.

Man könnte einwerfen: weil die jüngsten Herzanlagen (Fig. 62, 63, Stadium I) den denkbar größten Abstand zeigen und weil keine Spur der Vorderdarmbucht gegeben sei, ließe sich das Stadium II bloß durch Abbiegung und Verwachsung der seitlichen Anlage ableiten. Ich glaube jedoch die Tatsachen in etwas andrer Weise interpretieren zu dürfen. Freilich ist der folgende Versuch rein hypothetisch und nicht durch Präparate gedeckt. Ich äußere ihn darum mit der gebotenen Reserve und dem Bedauern, daß mir das Material für die Prüfung nicht zu Gebote stand. Meine Erwägungen legen auf die Tatsache, daß bei den Embryonen II und III die symmetrisch abständigen Herzwülste in die unpaare Parietalhöhle schauen, das Hauptgewicht. Wenn man die Verhältnisse beim Embryo I damit vergleicht, so erscheint der pericephale Mesodermbügel in der kleinen Talsenkung unter dem Vorderrandhöcker als gleichwertiges Moment. Denn er ist unzweifelhaft ein unpaares Schaltstück, welches zwischen die paarigen Mesodermflügel (bzw. deren Cölomspalten) der rechten und linken Keimscheibenhälfte median eingeschoben ist. Er behauptet also eine unpaare Zone des vorderen Abschnittes der Keimanlage. Sobald man annimmt, der pericephale Bügel stelle die erste Spur einer bleibenden Einrichtung dar, indem er nicht zugrunde geht, sondern indem seine Zellen sich vermehren und die in ihm enthaltene Cölomspalte sich erweitert, so gelangt man ungezwungen zum Stadium II mit der unpaaren Parietalhöhle im Prothorax. Während die Erweiterung stattfindet, wird die Kopfknospe über die subcephale Talsenkung hinausgewachsen sein, der cerebrale Abschnitt der Medullarrinne sich verlängert und eine kleine Blindbucht vom Entoderm vorgestoßen haben. Dann läge der entodermale Vorderdarm über dem vergrößerten medianen Mesodermbügel, dessen Höhle jetzt nicht mehr als pericephales Cölom, sondern als unpaare Parietalhöhle zu bezeichnen wäre.

An ihrer dorsalen Wand würde sich das mesodermale Epithel in Form symmetrisch abständiger Herzwülste herabbiegen. Für meinen Gedankengang wäre also der pericephale Bügel die erste Spur eines später voluminöser werdenden Abschnittes des Prothorax selbst und schon zu einer sehr frühen Embryonalzeit angelegt, in welcher man sie bisher nicht erwartet hat. Das angenommene Sagittalwachstum desselben würde mit den Beobachtungen beim Hühnchen stimmen, ebenso mit dem Sagittalwachstum der Herzwülste auf Stadium III. Wir hielten uns also im Rahmen der beobachteten Tatsachen, wenn wir die gleiche Tendenz für das pericephale Cölom der Katze vermuten.

Meine Deutung läßt sich aber nicht mit der Ansicht von Hensen, Kölliker und ihren Schülern vereinen. Denn wenn aus dem pericephalen Bügel der ventrale Abschnitt des Prothorax samt Herz und Pericardialhöhle entwickelt wird, können die weit abständigen 380 μ langen Anlagen (Fig. 62, 63), welche Hensen schlechthin als »Herzanlage« ansprach, diese Bedeutung gar nicht haben. Es kommt mir viel wahrscheinlicher vor, daß sie die Wurzeln der Dottervenen (Venae omphalomes.), bzw. die frühesten Anlagen derselben sind. Denn sie liegen an der hinteren Grenze des Prothorax oder in der Wand des Dottersackes verhältnismäßig weit (440 μ) hinter dem Vorderrand des Parietalbügels. Das würde ganz gut mit dem späteren embryologischen Zustande stimmen. Man brauchte sich also bloß daran zu gewöhnen, die längst bekannten Wülste nicht mehr Herzanlagen, sondern Venenanlagen zu nennen.

Eine andre Frage ist noch, ob man die aus Entoderm und Mesoderm geschichtete Ventralwand der Parietalhöhle (Fig. 69—73, 76—79) bisher mit Recht als »Anlage der Brustwand« gedeutet hat und ob man mit Recht annahm (29 c), daß sie durch Einschieben des Ectoderms von dem lateralen Rand gegen die Medianlinie gespalten und als Leibeswand fertiggestellt würde. Beim Vergleich jüngerer und älterer Längsschnitte (Taf. XXIII Fig. 84—89) gewinne ich den Eindruck, als sei die Brustwand in einem andern Abschnitt vorgebildet, nämlich in der aus Ectoderm und Mesoderm gefügten Wand der kleinen Talsenkung am Kopfhöcker (Fig. 88). Ich habe in der Taf. XXIII Fig. 84—87 vier Längsschnitte durch Katzenembryonen verschiedenen Alters bei gleicher Vergrößerung untereinandergestellt, um zu veranschaulichen, daß der kleine hinter der Mundmembran schräg caudal gerichtete Ectodermstreifen, welcher unter einem spitzen Winkel oral umschlagend das proamniotische Feld der Keimblasenwand überzieht, mit dem allgemeinen Größenwachs-

tum des Embryo an Breite zunimmt. Wenn die Rachenmembran durchrissen ist (Fig. 84, 85), hat der Streifen hinter dem Unterlippenwulste an Breite zugenommen, und bei einem älteren Embryo ist er nicht bloß breiter, sondern auch durch die mächtige Entfaltung des Herzens bauchig über die Proamniongrenze, d. h. den vorderen Nabelrand vorgewölbt. Die Längsschnitte beweisen, daß die Ectodermzellen in der Wand der Pericardhöhle nicht caudal vordringen. Dieser aus Mesoderm und Entoderm gefügte Bezirk wächst im Gegenteil allseitig, und besonders seine Entodermschicht differenziert sich zu neuen Anlagen, von denen (Fig. 84—86, 89) die Leberanlage, ferner (Fig. 84) die Magenerweiterung leicht zu diagnostizieren sind. Die Bildung der Halsbrustwand geschieht also beim Vogelembryo anders als beim Säugerembryo. Während dort die Ectodermtasche in die Ventralwand der Pericardhöhle einragt, ist hier das gerade Gegenteil, der völlige Mangel einer Ectodermtasche zu konstatieren.

Strahl und Carius (29 c, S. 236) haben bereits vor 20 Jahren ausgesprochen, daß die pericephale Parietalhöhle bei *Cavia* und *Cuniculus* nicht zugrunde geht. Ihr Rand liege stets distalwärts von der primitiven Rachenhaut. Wenn diese bei der Bildung des Kopfdarmes sich nach unten drehe, folge sie ihr und bleibe als vorderster Abschnitt der Parietalhöhle oder als Teil der späteren Pericardialhöhle auch für die ganze fernere Entwicklung erhalten. Sie drehe sich so, daß sie nicht nahe vor, sondern hinter der primitiven Rachenhaut liege.

IV. Zusammenfassung.

1) Durch Wachstum des Vorderrandes der Keimscheibe entsteht die Kopfknospe.
2) Der angrenzende, zwischen der Kopfschwelle und der Darmpforte eingeschlossene Abschnitt oder »Prothorax« liegt flach auf dem Dotter, beziehungsweise Keimblase und verlängert sich durch eigne Wachstumsenergie.
3) Die plastische Gestaltung des Embryo erfolgt nicht durch Abschnürung. Nach der Medianebene ventral vordringende Grenzfalten sind gar nicht vorhanden.
4) Der Nabel junger Keimanlagen verkürzt sich nicht durch Verwachsung, sondern durch Formänderung seines Umrisses, während der Flächeninhalt seiner Öffnung fast gleichgroß bleibt.

5) Der Vorderdarm entsteht durch eigne Wachstumsenergie, Darmfalten und Darmnaht sind theoretische Postulate ohne exakte Grundlage.
6) Die Ectodermnische der Huhnembryonen enthält das Bildungsmaterial für die Epidermisdecke der Halsbrustwand. Ihr spitzer Blindgrund zeigt die Nabelgrenze an.
7) Beim Huhn sind die Parietalhöhlen des Prothorax durch den Mesocardpfeiler getrennt; derselbe entsteht nicht durch Verschmelzung hypothetischer Darmfalten, sondern aus medianen Mesodermzellen, die durch Erweiterung des Parietalcöloms zu einem dünnen Septum geordnet werden.
8) Bei der Katze ist das Parietalcölom wahrscheinlich als einheitlicher Raum im pericephalen Mesodermbügel angelegt und wird später zur Pericardhöhle ausgestaltet.
9) Die Cardialwülste beim Huhn sind anfangs zwei seitliche Hervorragungen des medianen, unter dem Vorderdarm liegenden Mesocardpfeilers; nach dem Einreißen desselben verlieren sie den bilateralen Charakter und runden sich zum einfachen Herzschlauch.
10) Die Cardialwülste der Katze zeigen ebenfalls die bilaterale Anlage, nur ist die Mesodermzone zwischen den beiden Wülsten größer als beim Huhn.

Literaturverzeichnis.

1) Afanassiev, Zur embryonalen Entwicklungsgeschichte des Herzens. Bulletin de l'Acad. imp. des scienc. de St. Pétersbourg. Tom. XIII. 1869. pag. 321—335.
2) K. E. von Baer, Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Teil. 1837. S. 45—46.
3) R. Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1907. S. 121—126.
4) M. Cadiat, Du développement de la portion céphalo-thoracique de l'Embryon, de la formation du diaphragme, des plèvres, du pericarde, du pharynx et de l'oesophage. Journal de l'anat. et phys. 1878. 14. année. pag. 630—672.
5) M. v. Davidoff, Über die Entstehung des Endocardepithels bei den Reptilien. Festschrift zum 70. Geburtstage von C. Gegenbaur. Leipzig 1896. Bd. II. S. 133—146.
6) M. Duval, Atlas d'Embryologie. Paris 1889.

7) A. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen. I. Heft. Wiesbaden 1889. S. 21—22.

8) E. Gasser, Über die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIV. 1877. S. 459—470.

9) C. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Leipzig 1903. S. 71—73.

10) L. Gräper, Untersuchungen über die Herzbildung der Vögel. Archiv für Entw.-Mechanik. Bd. XXIV. 1907. S. 375.

11 a) V. Hensen, Über Herzentwicklung. Tageblatt der 41. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte. Frankfurt a. M. 1867. S. 73—74.

11 b) —— Referat über A. Böttcher, Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinthes. Archiv für Ohrenheilkunde von Tröltsch. Bd. VI. 1873. S. 4 und Taf. I Fig. 3—5.

11 c) —— Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. I. Leipzig 1876. S. 213—273, 353—423, bs. 368.

12) O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. VIII. Aufl. Jena 1906. S. 263—267 und 601—604.

13 a) W. His, Über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. II. 1866. S. 515.

13 b) —— Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868. S. 44—45, 78, 83—85.

13 c) —— Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Briefe an einen befreundeten Naturforscher. Leipzig 1874. S. 20—21, 69—73.

13 d) —— Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Archiv für Anat. und Physiol. Anat. Abth. Leipzig 1881. S. 303.

13 e) —— Anatomie menschlicher Embryonen. Bd. III. Zur Geschichte der Organe. Leipzig 1885.

14) C. K. Hoffmann, Reptilien in H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. III. Abt. Leipzig 1890. V. Entwicklungsgeschichtlicher Teil. S. 1931—1933.

15 a) H. Junglöw, Über die Anlage des Herzens bei Lacerta agilis. Anatom. Anzeiger. Bd. IV. 1889. S. 228.

15 b) —— Über einige Entwicklungsvorgänge bei Reptilienembryonen. Diss. Kiel 1891. — Anatom. Hefte. Bd. I (2. Heft). 1892. S. 187—204.

16) F. Keibel, Die Entwicklung der äußeren Körperform der Wirbeltierembryonen in: O. Hertwig, Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. I. 2. Teil S. 169—170. Jena 1906.

17 a) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Akad. Vorträge. Leipzig 1861. S. 50—54, 86—87.

17 b) —— Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1879. S. 147—149, 289—295.

18) J. Kollmann, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898. S. 196—197.

19) G. Lindes, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Herzens. Dissert. Dorpat 1865.

20) J. F. Meckel, Handbuch der pathologischen Anatomie. Bd. I. Leipzig 1812. S. 93—97.

21) Ch. S. Minot, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894. S. 272—275, 304, 311, 326.

22) L. Mollier, Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. In: O. Hertwig, Handbuch der vergl. und exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906. Bd. I. I. Teil. 2. Hälfte. S. 1035—1043.

23) Chr. Pander, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Eye. Würzburg 1817.

24) C. Rabl, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. Morph. Jahrbuch. Bd. XII. 1887. S. 252—274.

25) R. Remak, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

26) S. L. Schenk, Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874. S. 62, 63, 66—68.

27) O. Schultze, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897. S. 45—50.

28) E. Schwalbe, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. I. Teil. Allgemeine Mißbildungslehre. Jena 1906. S. 135, 138, 143.

29a) H. Strahl, Zur Bildung des Herzens beim Kaninchenembryo. Marburger Sitzungsberichte. 1884. S. 115—116.

29b) —— Vergleich der Bildung der vorderen Amnionfalte beim Säugetier- und Reptilienembryo. Ebenda. 1884. S. 116—119.

29c) H. Strahl und F. Carius, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abt. 1889. S. 231.

30) F. Tourneux, Note sur le développement de la paroi primitive du thorax chez le lapin. Comptes rendus le l'assoc. d'anatomistes. IV. session. Montpellier 1902. pag. 168—174.

31) Verocay, Multiplicitas cordis Heptacardia bei einem Huhn. Verhandlungen der deutschen pathologischen Gesellschaft. 9. Tagung. Meran 1905. S. 192—198. Jena, G. Fischer, 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Querschnitte und Modelle sind im Maßstabe 33/1, die Nabelflächenbilder 10/1, die Längsschnitte Fig. 84—87 12,5/1, Fig. 88, 89 25/1 wiedergegeben.

Tafel XXI.

Querschnitte durch drei Hühnerembryonen von 2, 5, 7 Urwirbeln und Nabelflächenbilder von 4—6 Tage alten Taubenembryonen.

Fig. 1—5. Embryo *A* mit 2 Urwirbeln.
Fig. 1, 2 treffen die Kopfknospe mit Cerebralrohr,
Fig. 3, 4 treffen den Prothorax.

Fig. 6—11. Embryo *B* mit 5 Urwirbeln.
Fig. 7—9 zeigen die Ectodermtasche unter dem Vorderdarm zwischen den großen Parietalhöhlen.

Fig. 12—17. Embryo *C* mit 7 Urwirbeln.
Fig. 14, 15 Mesocardpfeiler oberhalb der Ectodermtasche.
Fig. 15 kleine Cardialwülste.

Fig. 52—58. Flächenbilder des Nabels von 4—6 Tage alten Taubenembryonen.
Fig. 52—55 zeigen die Abnahme der Länge und Zunahme der Breite des Nabelfeldes.
Fig. 56—57 sollen die Umwandlung in die Kreisform versinnlichen.
Fig. 58 das punktierte Rechteck ist flächengleich dem Nabelfelde in Fig. 58 und 53 und dem punktierten Kreis von Fig. 57.
Fig. 57 der Flächeninhalt des angezogenen Kreises ist gleich dem des Nabelfeldes von Fig. 57.

Tafel XXII.

Querschnitte durch vier Hühnerembryonen mit 8, 9, 10, 14 Urwirbeln.

Fig. 18—25. Embryo *D* mit 8 Urwirbeln.
Fig. 19—24. Die Cardialwülste am Mesocardpfeiler stärker vorgewölbt.

Fig. 26—35. Embryo *E* mit 9 Urwirbeln.
Fig. 29, 30. Loch im Mesocardpfeiler.

Fig. 36—44. Embryo *F* mit 10 Urwirbeln.
Fig. 38—42. Pericardhöhle und Cardialstrang einfach. Der Cardialstrang ist in drei Abschnitte geteilt:
Fig. 37, 38 in einen vorderen,
Fig. 39—41 in einen mittleren,
Fig. 42, 43 in einen hinteren.

Fig. 45—51. Embryo *G* mit 14 Urwirbeln.
Fig. 46—50 der Sförmig gekrümmte Cardialstrang.

Tafel XXIII.

Querschnitte durch Katzenembryonen mit 8, 9, 10, 13 Urwirbeln. Modelle junger Herzanlagen und ideale Längsschnitte durch Katzenembryonen.

Fig. 59—63. Katzenembryo I mit 8 Urwirbeln.
Fig. 59 pericephales Cölom.
Fig. 60 Anschnitt der Kopfknospe über der Keimscheibe.
Fig. 60—63 die beiden Parietalspalten.
Fig. 63 die beiden Venenwülste.

Fig. 64—67. Katzenembryo II mit 9 Urwirbeln.
Fig. 64 einheitliches Cölom im Prothorax.
Fig. 64, 65 die beiden Cardialwülste.
Fig. 66, 67 die beiden Venenwülste.

Fig. 68—74. Katzenembryo III mit 10 Urwirbeln.
Fig. 68—73 einheitliche Pericardhöhle. Der Cardialwulst hat drei Abschnitte:
Fig. 69, 70 der vordere,
Fig. 70—72 der mittlere,
Fig. 73 der hintere.
Fig. 74 die beiden Venenwülste.

Fig. 75—80. Katzenembryo IV mit 13 Urwirbeln.
Fig. 75, 76 vorderer Abschnitt des Cardialwulstes.
Fig. 76—79 mittlerer Abschnitt des Cardialwulstes.
Fig. 78, 79 hinterer Abschnitt des Cardialwulstes.

Fig. 81—83. Ansicht der dorsalen Wand (*P*) der Parietalhöhle mit der Herzanlage (*c*), dem Venenabschnitte (*v*) und Darmpforte (*d*) nach Plattenmodellen. Vergrößerung 33/1.
Fig. 81 rekonstruiert aus der Serie des Katzenembryo II.
Fig. 82 rekonstruiert aus der Serie des Katzenembryo III.
Fig. 83 rekonstruiert aus der Serie des Katzenembryo IV.

Fig. 84—89. Ideale Längsschnitte durch Katzenembryonen.
Fig. 87, 88 entspricht dem Stadium III.
Fig. 86, 89 entspricht dem Stadium IV.

Abstände der einzelnen Querschnitte.

Fig. 1—2	40 μ	Fig. 26—27	80 μ
- 2—3	20 -	- 27—28	180 -
- 3—4	20 -	- 28—29	80 -
- 4—5	100 -	- 29—30	160 -
		- 30—31	60 -
- 6—7	60 -	- 31—32	20 -
- 7—8	40 -	- 32—33	20 -
- 8—9	60 -	- 33—34	60 -
- 9—10	40 -	- 34—35	60 -
- 10—11	20 -		
		- 36—37	60 -
- 12—13	40 -	- 37—38	140 -
- 13—14	120 -	- 38—39	80 -
- 14—15	140 -	- 39—40	200 -
- 15—16	120 -	- 40—41	60 -
- 16—17	40 -	- 41—42	40 -
		- 42—43	40 -
- 18—19	40 -	- 43—44	80 -
- 19—20	80 -		
- 20—21	80 -	- 45—46	60 -
- 21—22	40 -	- 46—47	120 -
- 22—23	40 -	- 47—48	220 -
- 23—24	40 -	- 48—49	120 -
- 24—25	40 -	- 49—50	40 -

Fig. 50—51 . . . . . 40 μ
- 59—60 . . . . . 60 -
- 60—61 . . . . . 120 -
- 61—62 . . . . . 300 -
- 62—63 . . . . . 140 -
- 64—65 . . . . . 20 -
- 65—66 . . . . . 20 -
- 66—67 . . . . . 280 -
- 68—69 . . . . . 80 -

Fig. 69—70 . . . . . 60 μ
- 70—71 . . . . . 80 -
- 71—72 . . . . . 140 -
- 72—73 . . . . . 60 -
- 73—74 . . . . . 80 -
- 75—76 . . . . . 100 -
- 76—77 . . . . . 80 -
- 77—78 . . . . . 180 -
- 78—79 . . . . . 60 -
- 79—80 . . . . . 140 -

Lebenslauf.

Ich, Theodor Funccius, Sohn des praktischen Arztes Sanitätsrat Dr. med. Ewald Funccius zu Langenberg (Rheinland) und seiner Frau Amalie geborene Renzing, bin am 16. Januar 1884 in Langenberg (Rheinland) geboren. Ich besuchte das Gymnasium und absolvierte Ostern 1905 in Hann. Münden. Am 1. April dieses Jahres bezog ich die Universität Erlangen und trat für $^1/_2$ Jahr bei dem 19. Inf.-Rgt. als Einjährig-Freiwilliger ein. Im Winter 1905/06 studierte ich in Gießen und von dort kam ich wieder nach Erlangen, um medizinischen und naturwissenschaftlichen Studien obzuliegen. Im Herbst 1907 bestand ich meine ärztliche Vorprüfung.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.